

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 64

10

О К Т Я Б Р Ъ



«НАУКА»

ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

1979

**Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год**

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

*Е. Г. Бобров, М. М. Голлербах, О. В. Заленский, Е. М. Лавренко, Д. В. Лебедев,
Г. Г. Левин (секретарь), С. Ю. Липшиц, Б. Н. Норин (зам. главного редактора),
В. М. Понятовская, Т. А. Работнов, В. И. Разумов, Л. Е. Родин, И. Д. Романов,
А. К. Скворцов, А. Л. Тахтаджян, А. И. Толмачев, Ан. А. Федоров,
Б. А. Юрцев, М. С. Яковлев (зам. главного редактора).*

EDITORIAL BOARD

*E. G. Bobrov, An. A. Fedorov, M. M. Hollerbach, E. M. Lavrenko, D. V. Lebedev,
H. G. Levin (Secretary), S. J. Lipschitz, B. N. Norin (Associate Editor),
V. M. Poniatovskaja, T. A. Rabotnov, V. I. Razumov, L. E. Rodin, I. D. Romanov,
A. K. Skvortsov, A. L. Takhtadjan, A. I. Tolmatchev,
M. S. Yakovlev (Associate Editor), B. A. Yurtsev, O. V. Zalensky.*

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Г. Н. Атлас, Н. П. Кизим и Е. В. Шестакова*

Сдано в набор 09.07.79. Подписано к печати 17.09.79. М-27261. Формат бумаги 70×108¹/₁₆. Бумага № 2.
Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Печ. л. 9¹/₂ = 13.30 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 14.62.

Тираж 2665. Тип. зак. 500.

Издательство «Наука», Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

УДК 581.9 : 631.6+631.95+581.55 (476)

В. И. Парфенов

СОВРЕМЕННАЯ АНТРОПОГЕННАЯ ДИНАМИКА ФЛОРЫ
И РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПРИПЯТСКОГО ПОЛЕСЬЯV. I. P A R F E N O V. THE MODERN ANTROPOGENIC DYNAMICS
OF THE PRIPYAT POLESIE FLORA AND VEGETATION]

На основании многолетних сравнительных исследований, выполненных в течение 1968—1976 гг., показаны современные и возможные в будущем изменения растительного покрова Припятского Полесья под влиянием антропогенного воздействия. Обсуждаются закономерности антропогенных изменений от первоначальной стадии — изменения видового состава фитоценозов, до конечной — изменения типов растительности и динамики флоры.

Припятское Полесье — обширная заболоченная низменность, занимающая западные окраины Русской равнины. Северная его часть в основном расположена на территории Брестской, Гомельской и Минской областей БССР (Белорусское Полесье), южная — на территории Волынской, Ровенской, Житомирской и Киевской областей УССР (Украинское Полесье). В узком (географическом) смысле под Полесьем обычно подразумевают Полесскую низменность; в широком (гидрологическом) — территория Полесья очерчивается гидрологическими границами бассейнов Припяти и Западного Буга (басс. Мухавца), Немана (часть басс. Щары), Днепра (бассейны Верхней и Средней Брагинки), Березины, Десны, Тетерева. Полесье занимает площадь 13 193 тыс. га, в том числе 6098 тыс. га в БССР и 7095 тыс. га в УССР.

Благоприятные климатические условия и плодородные торфяно-болотные почвы в Полесье вместе со значительными водными ресурсами создают предпосылки для развития интенсивного сельского хозяйства. В соответствии с решениями майского (1966 г.) Пленума ЦК КПСС и Постановлением Совета Министров от 16 июня 1966 г. «О широком развитии мелиорации земель для получения высоких устойчивых урожаев зерновых и других культур» в Полесье начаты интенсивные комплексные мелиоративные работы. Согласно генеральному плану — уточненной «Схеме осушения и освоения земель Полесской низменности Белорусской ССР и Украинской ССР» — здесь должно быть освоено 3.94 млн. га переувлажненных и заболоченных земель. К настоящему времени только в Белорусском Полесье уже мелиорировано 1.1 млн. га земель, реконструированы устаревшие мелиоративные системы на 307 тыс. га; проведены культуртехнические работы на 450 тыс. га; на освоенных землях создано 14 новых совхозов и проведены другие работы. Дальнейшее развитие получает разработка полезных ископаемых (нефти, гранита, бурого угля, калийных солей и т. п.).

В результате значительного антропогенного (техногенного) воздействия на такую большую территорию, какой является Полесье, наряду с экономическим развитием этого края происходят существенные изменения всего природного комплекса, в том числе естественного растительного покрова.

Основными факторами, вызывающими антропогенные изменения флоры и растительности Полесья,¹ являются проводимые в широких масштабах мелиоративные работы (осушение и последующее сельскохозяйственное освоение земель), второстепенными — вырубка лесов, разработка полезных ископаемых, строительство дорог и населенных пунктов и др.

Общие принципы классификации антропогенных изменений

Согласно основополагающим работам В. Н. Сукачева (1942, 1950, 1952), Е. М. Лавренко (1940, 1959), П. Д. Ярошенко (1956), А. П. Шенникова (1964), В. Д. Александровой (1964), А. А. Ниценко (1973), в развитии растительности в разных вариантах выделяются сингенетические, эндоэкогенетические и экзоэкогенетические процессы (смены). Учитывая, что экзоэкогенетические смены могут вызываться как природными, так и антропогенными факторами, мы подразделяем их на экзоэкогенетические природные изменения и экзоэкогенетические антропогенные изменения. Первые две группы (сингенетические и эндоэкогенетические смены) представляют естественный процесс развития растительного покрова; третья (экзоэкогенетические смены) — нарушает естественный ход этого процесса, замедляя или ускоряя его. В настоящее время экзоэкогенетические, в частности антропогенные, изменения на интенсивно осваиваемых территориях имеют решающее значение в развитии современного растительного покрова. Поскольку экзогенное антропогенное воздействие здесь значительно по степени и относительно длительное по времени, антропогенные изменения носят смешанный характер. В них взаимосвязаны процесс естественного развития растительного покрова и отклонения его, вызванные антропогенными (техногенными) причинами. В экзоэкогенетических антропогенных изменениях (сменах) присутствуют сокращенные по времени элементы сингенетических эндоэкогенетических смен.

Антропогенным изменениям (сменам) и их связям с природными изменениями посвящено много исследований. Однако в них вопросы клас-



¹ В своих исследованиях мы отдали предпочтение термину «антропогенные изменения», вкладывая в него более широкий смысл, чем в общепринятый термин «антропогенные смены». Последний как конкретное понятие применим в основном при изучении динамики фитоценозов; в нашем понимании он является всего лишь частным проявлением термина «антропогенные изменения» более широкого объекта исследований — флоры (совокупность видов растений) и растительности (совокупность фитоценозов). По этим же соображениям мы отказались и от термина «антропогенные сукцессии».

сификации антропогенных изменений затрагиваются недостаточно. Имеются отдельные работы, посвященные некоторым аспектам классификации антропогенных смен, преимущественно лесных фитоценозов (Сукачев, 1952; Ярошэнко, 1956; Быков, 1957; Ниценко, 1961, 1969; Александрова, 1962, 1964; Колесников, 1967; Гельтман, 1973, и др.). Во многих из них, специально посвященных изучению антропогенных изменений, детально классифицируются только факторы, вызывающие их (Марков, 1962; Козловская, Парфенов, 1972; Куренцова, 1973).

Нами (Парфенов, 1975; Парфенов, Ким, 1976) разработана обобщающая классификационная схема антропогенных изменений растительного покрова (флоры и растительности). В ней антропогенные изменения дифференцируются на изменения структуры и смену фитоценозов, динамику флоры и растительности, т. е. включают все ступени развития растительного покрова под действием антропогенных факторов.

Антропогенные изменения фитоценозов под влиянием осушения земель

Не касаясь общих вопросов естественной смены лугово-болотных фитоценозов и динамики луговой и болотной растительности, основные принципы которых изложены в работах Т. А. Работнова (1955, 1957, 1958 и др.), В. Д. Александровой (1964), Е. П. Матвеевой (1965, 1967, 1973, и др.), нами изучены некоторые закономерности антропогенных изменений под влиянием осушения.

Характер изменений лугово-болотных фитоценозов зависит от степени и длительности осушения. При интенсивном осушении смены их происходят быстро (внезапные — кратковременные смены), при экстенсивном они растягиваются (последовательные длительные смены). В обоих случаях процесс протекает более или менее продолжительно по определенным фазам, стадиям и сериям (обобщенная терминология по Александровой, 1964). Начальная (инициальная) фаза антропогенных смен проявляется в изменении биологической продуктивности фитоценозов; состав их при этом не меняется. По мере продолжающегося изменения условий произрастания фитоценоз вступает в деструктивную фазу, выражающуюся в изменении его флористического состава. В его структуре появляются новые компоненты, исчезают некоторые инициальные виды, меняется соотношение доминантов. При дальнейшем осушении исходный фитоценоз полностью заменяется другими.

Изменение надземной биологической продуктивности лугово-болотных фитоценозов. Биологическая продуктивность фитоценозов — обобщенный показатель жизнеспособности слагающих их видов. Она зависит от комплекса природно-экологических факторов. Изменение водного и связанного с ним воздушного и питательного режимов в связи с осушением отражается на продуктивности лугово-болотных фитоценозов, особенно на торфяно-болотных почвах с избыточным увлажнением.

Надземная биологическая продуктивность лугово-болотных фитоценозов застойно-сильноувлажненных и проточно-сильноувлажненных лугов в поймах левобережных притоков Припяти до начала (1968—1971 гг.) и после проведения на них (1971—1974 гг.) интенсивного осушения сильно изменилась. В результате резкого снижения уровня грунтовых вод (до 30—40 см и более) показатели продуктивности двукосточниковых (66.5—87.7 ц/га), незамечаевоейниковых (31.5—67.6 ц/га), омскоосоковых (26.8—73.3 ц/га), ситниковоосоковых (36.2—47.1 ц/га), щучниковых (48.3 ц/га) фитоценозов снизились в 1.5—3.5 раза. Это закономерное ежегодное снижение отмечено на всех изучаемых объектах во все последующие после интенсивного осушения годы. Степень влияния его в засушливые годы усиливается (1972 г.); в избыточно увлажненные (1973 г.) сглаживается, причем наибольшему изменению подвержены более гидрофильные фитоценозы. Лугово-болотные фитоценозы, эколого-фитоце-

нотический состав компонентов которых сложился под влиянием длительного экстенсивного осушения и значительных колебаний влажности, существенно не снижают биологической продуктивности в первые годы после осушения.

Изменение флористического состава лугово-болотных фитоценозов. В течение кратковременного (3—5-летнего) осушения гидрофильные виды в лугово-болотных фитоценозах вытесняются менее требовательными к увлажнению луговыми видами. Наиболее резкие изменения при этом претерпевают исключительно гипергидрофильные злаковые (манниковые, двукосточниковые) и некоторые осоковые (плетевидноосоковые) фитоценозы. Степень деструкции фитоценозов связана с основным с их отношением к влагообеспеченности и водному режиму. Общие закономерности изменения основных компонентов лугово-болотных фитоценозов под влиянием кратковременного осушения представлены обобщенной схемой:

Снижение степени увлажнения почвы



Carex omskiana, *C. acuta*, *C. acutiformis*, *C. juncella*, *C. appropinquata*, *C. elongata*, *C. vesicaria*, *C. rostrata*, *C. chordorrhiza*,² *C. diandra*, *Eriophorum polystachyon*, *Glyceria maxima*, *G. fluitans*, *Phragmites australis*, *Phalaroides arundinacea*, *Agrostis stolonifera*, *Calamagrostis neglecta*, *C. canescens*, *Caltha palustris*, *Menyanthes trifoliata*, *Equisetum fluviatile*, *Comarum palustre*, *Thelypteris palustris*



Calamagrostis [*neglecta*, *C. canescens*, *Phalaroides arundinacea*, *Poa palustris*, *Agrostis canina*, *Comarum palustre*, *Caltha palustris*, *Thelypteris palustris*, *Ranunculus repens*, *Mentha arvensis*, *Cnidium dubium*, *Achillea ptarmica*



Poa trivialis, *P. palustris*, *Ranunculus repens*, *Stellaria palustris*

При длительном (35—40-летнем) осушении отмечаются более существенные изменения видового состава лугово-болотных фитоценозов. Многие из исходных гидрофильных компонентов полностью замещаются более мезофильными. В связи с этим крупноосоковые фитоценозы сменяются красноовсяницейевыми, пучковыми, развесистоситниковыми и мелкоосоковыми. Изменения основных компонентов лугово-болотных фитоценозов под влиянием длительного осушения представлены обобщенной схемой:

Снижение степени увлажнения почвы



Carex omskiana, *C. rostrata*, *C. lasiocarpa*, *C. vesicaria*, *C. appropinquata*, *C. diandra*, *C. limosa*, *C. canescens*, *Equisetum fluviatile*, *Menyanthes trifoliata*, *Phragmites australis*, *Agrostis canina*, *Calamagrostis canescens*, *Calliergon giganteum*, *Drepanocladus* sp. sp., *Calliergonella cuspidata*, *Sphagnum* sp. sp.



Agrostis canina, *A. stolonifera*, *Calamagrostis neglecta*, *C. canescens*, *Poa palustris*, *Festuca rubra*, *Carex nigra*, *C. panicea*, *C. flava*, *Eriophorum polystachyon*, *Mentha arvensis*, *Lycopus europaeus*, *Cnidium dubium*, *Ranunculus flammula*, *Comarum palustre*, *Thelypteris palustris*, *Calliergonella cuspidata*, *Bryum pseudotriquetrum*, *Climacium dendroides*



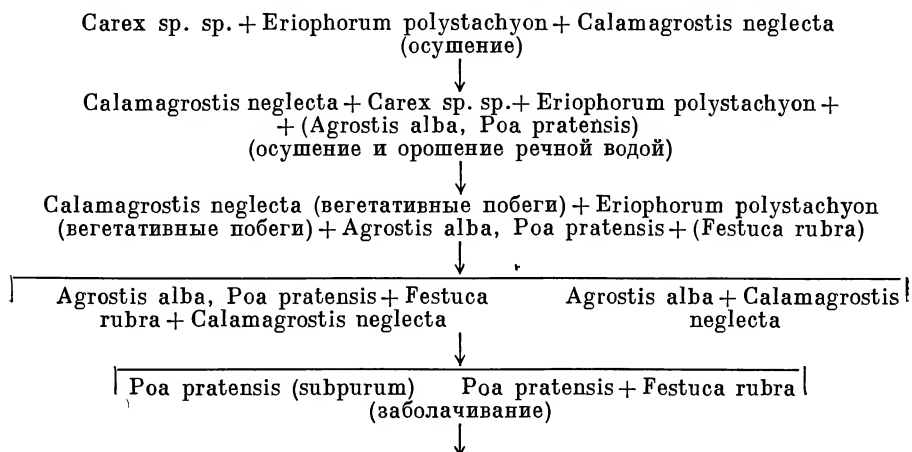
² Виды растений даны по «Дополнениям и изменениям к „Флоре СССР“ (т. I—XXX)» С. К. Черепанова (1973). Подчеркнуты виды, наиболее быстро исчезающие под влиянием осушения.

Festuca rubra, *Deschampsia caespitosa*, *Carex panicea*, *C. oederi*, *Juncus effusus*, *Agrostis canina*, *Rumex acetosa*, *Lycopus europaeus*, *Cnidium dubium*, *Climacium dendroides*

Смена лугово-болотных фитоценозов под влиянием разной степени осушения. Здесь наблюдается коренное изменение структуры лугово-болотных фитоценозов с полной заменой доминантов. Эта смена является конечной стадией в локальных антропогенных изменениях растительности. На основании построения эколого-топографических рядов ассоциаций пойм левобережных притоков Припяти, подкрепленных экспериментальными данными, показана тенденция смены лугово-болотных фитоценозов под влиянием осушения. При этом установлено, что гипергидрофильные осоковые и злаково-осоковые фитоценозы замещаются менее требовательными к увлажнению почвы злаковыми фитоценозами: сначала вейничниками или гигантскополевичниками; в дальнейшем — луговымятличниками и красноовсяницево-луговымятличниками, а при выпасе скота, с неглубоким уровнем грунтовых вод в почве, — щучниками и другими менее ценными в хозяйственном отношении фитоценозами.

Смена естественных лугово-болотных фитоценозов под влиянием многократных мелиоративных воздействий. Многофакторное влияние мелиораций (осушение, орошение, повторное заболачивание и т. д.) нарушает последовательный ход антропогенных изменений. Изучение смен лугово-болотных фитоценозов под влиянием многократных мелиоративных воздействий проводилось на обширном Копачевичском болотном массиве (басс. р. Морочь). С 1894 г. здесь началось осушение, а с 1901 г. — орошение речной водой; осушительно-оросительная система поддерживалась до 1930 г., после чего произошло восстановление исходных экологических условий. Начальное состояние растительности и последующие ее изменения в результате мелиоративного воздействия изучены К. В. Регелем (1913). Видовой состав растительности, существовавшей свыше 100 лет назад, восстановлен по данным анализа торфов; современная ее характеристика приведена на основании наших геоботанических исследований.

По учету К. В. Регеля в 1912 г. вместо исходных осоковых ассоциаций почти повсеместно на болотном массиве преобладали злаковые, в составе которых в разном сочетании господствовали *Poa pratensis*, *Calamagrostis neglecta*, *Agrostis alba*, *Festuca rubra*. Травяные фитоценозы сильно обводненных болот сменились фитоценозами хорошо дренированных местобитаний (произошла мезофитизация травяных сообществ). В результате вторичного заболачивания (после прекращения действия осушительной сети) началось постепенное восстановление исходных описанных К. В. Регелем ассоциаций. Указанные смены изображены на схеме:



Agrostis gigantea + Poa pratensis + Calamagrostis neglecta

↓
Calamagrostis neglecta + Agrostis gigantea + Poa pratensis + Carex rostrata,
C. juncella

↓
Calamagrostis neglecta + Carex rostrata, C. diandra, C. omskiana, C. juncella +
+ Agrostis canina + Equisetum fluviatile + (Poa pratensis)

↓
{ Carex omskiana + C. canescens + Carex diandra + C. rostrata +
+ C. dioica + Menyanthes trifoliata + + C. juncella + Menyanthes trifoliata + (Calamagrostis neglecta)
+ Equisetum fluviatile + (Calamagrostis neglecta) }

Под действием вторичного заболачивания происходят восстановительные смены мезофитных фитоценозов гидромезофитными, оксиломезофитными и мезооксилomezофитными.

А н т р о п о г е н н ы е и з м е н е н и я л е с н о й р а с т и т е л ь н о с т и. В результате осушения покрытых лесом болот на месте коренных образуются производно-мелиоративные типы и ассоциации, относящиеся к той же или иной лесной формации (Буш, 1962; Пьявченко, 1963; Смоляк, 1969; Юркевич и др., 1971; Юркевич и др., 1972; Гельман, 1973, и др.). При этом полностью изменяются их флористический состав и геоботаническая структура. Наряду с деградацией травяного и мохового ярусов частично или полностью меняется древесно-кустарниковый, в первую очередь его состав, и повышается его продуктивность. Процесс смены лесных фитоценозов зависит от степени осушения и типа лесных болот. На низинных болотах он протекает за более короткий период, чем на верховых и переходных.

На водораздельных землях с минеральными почвами изменения выражаются в последовательном смещении типов леса и ассоциаций от влажных к более сухим. Как правило, процессы смен лесных фитоценозов протекают очень длительно. В первую очередь эти изменения сказываются на продуктивности эдификаторов древесного яруса. Состав их изменяется медленно, особенно в экотопах с высоким уровнем грунтовых вод. При этом из всех лесных формаций наибольшему влиянию при осушении смежных территорий подвержены ельники, находящиеся в Полесье на границе естественного произрастания. В приручейно-травяных, крапивных, черничных и даже кисличных типах леса на 3—5-й годы после осушения объектов, расположенных на значительном удалении, отмечено массовое усыхание *Picea abies*, вызванное резким снижением уровня грунтовых вод в результате осушения болот и заболоченных земель, примыкающих к еловым фитоценозам на водоразделах. По этим же причинам наблюдается снижение жизнеспособности *Abies alba* в Беловежской пушче.

Флористический состав низших ярусов фитоценозов подвержен наибольшему влиянию в непосредственной близости к осушенным объектам. Снижение обводненности осушаемых земель и уровня грунтовых вод в примыкающих к ним лесных фитоценозах изменяет видовой состав травяного яруса в сторону уменьшения роли мезогигрофитов и гигрофитов и увеличения мезофитов. На окружающих осушаемые болота водоразделах с низким уровнем грунтовых вод подобные явления не отмечены: флористический состав остается более или менее постоянным, изменяются лишь соотношение и жизнеспособность видов.

Антропогенные изменения фитоценозов под влиянием сельскохозяйственного освоения земель

Процессы смены коренных фитоценозов сорно-полевыми зависят от степени и продолжительности освоения; они подразделяются на три последовательные временные фазы: первичная (апофитная) характеризуется присутствием во вновь образуемом сорно-полевым сообществе

значительного количества апофитных сорняков и началом внедрения антропофитов. В зависимости от степени освоения и климатических условий она имеет разные сроки, но в основном характеризуется непродолжительностью прохождения (1—3, реже 5—6 лет). Число сорных видов во время этой фазы, как правило, наивысшее — 150—175 видов, из которых примерно одну половину составляют сорные виды местной флоры низинных болот, другую — антропофиты гидрофитного ряда по увлажнению. Среди апофитов, как правило, большинство многолетних видов, среди антропофитов — однолетних. Вторичная (антропофитная) фаза характеризуется постепенным уменьшением фитоценозообразующей роли апофитных видов, соответственно увеличением участия антропофитов, из которых значительное число временных, выпадающих в последующем однолетних сеgetальных видов. Эта фаза более продолжительная (5—10 лет). Среди сорных растений антропофиты имеются в разном соотношении (многолетники и однолетники) и преимущественно они мезофитного ряда по увлажнению. Устойчивая (сеgetальная) фаза характеризуется полным (за редким исключением) выпадением апофитных и промежуточных антропофитных видов и обильным разрастанием представителей сеgetальной флоры мезофитного и ксерофитного рядов увлажнения. Среди них господствуют однолетние и многолетние сорняки. Набор видов, как правило, наименьший и более или менее стабильный. Эта фаза наступает через 10—15 лет и более (до 40).

По мере освоения и окультуривания осушаемых торфяных земель наблюдаются постепенное уменьшение числа апофитных видов, снижение их фитоценотической роли и жизнеспособности и полное вытеснение их антропохорами. Эти антропогенные изменения сопровождаются замещением видов гидрофитного ряда мезофитными и даже ксерофитными растениями. На длительно осваиваемых осушенных торфяниках образуются агрофитоценозы с характерным для Полесья постоянством флористического состава и обилия видов, входящих в сорно-полевой комплекс. В целом такие воздействия способствуют прямому уничтожению многих видов флоры Полесья, экология произрастания которых связана с заболоченными экотопами, и соответственно проникновению новых адвентивных видов и общей вульгаризации флоры.

Создание мелиоративных обводняющих систем каналов, водоемов и водохранилищ на осваиваемых землях существенно изменяет естественную флору: сокращается число более или менее засухоустойчивых (мезофильных) видов, в зоне действия систем обводнения и осушения появляются гидрофильные виды. Процесс замены коренных естественных фитоценозов зависит в первую очередь от эдафо-экологических условий объекта мелиорации, степени и времени действия гидротехнических мелиоративных систем.

Антропогенные изменения флоры и растительности под влиянием других факторов

Вырубка лесов, сенокосение, строительство дорог, засоление территории и другие виды деятельности оказывают существенное влияние на растительный покров. Под воздействием этих факторов нарушается естественный ход развития растительных сообществ, уничтожаются некоторые фитоценозы, места произрастания редких видов.

Вырубка лесов (сплошная, частичная, выборочная) изменяет природные экологические условия — повышает световой и температурный режимы. При этом теневыносливые и тенелюбивые виды уступают место вначале пионерным (светолюбивым), а затем более или менее термофильным (ксерофильным) видам. Наиболее сложные изменения происходят в оптимальных по условиям питания типах леса (мшистых, кисличных, снытевых, черничных). В их составе понижается участие гигромезофитов и мезофитов и увеличивается роль ксеромезофитов и мезоксерофитов. Обильное развитие злаков приводит к разнотравно-злаковой и злаковой

стадиям зарастания вырубок. Для всех типов вырубок характерны высокая насыщенность видового состава, обильное разрастание и значительная биологическая продуктивность травяного яруса по сравнению с коренными фитоценозами. Естественное восстановление коренного древесного яруса протекает по классическим схемам с прохождением длительной или кратковременной производной стадии типа леса, описанным в лесоводстве и геоботанике. В зависимости от степени воздействия на лесной фитоценоз антропогенные изменения в результате вырубок выражаются в возникновении депрессивных ассоциаций того же типа и производных типов леса иной формации (Юркевич и др., 1970; Гельтман, 1973, 1974). Поскольку в Полесье вырубки, как правило, заращаются искусственным путем, коренные типы леса сохраняются; изменения в них носят характер онтогенетических возрастных антропогенных смен (Колесников, 1968).

Вырубки или разреживание древесного яруса хвойно-широколиственных и широколиственных лесов (даже с последующим восстановлением) отрицательно влияют на произрастание видов, особенно на границах их распространения: центральноевропейских (*Lathyrus laevigatus*, *Melittis melissophyllum*, *Lunaria rediviva* и др.), голарктических (*Hyperzia selago* и др.). Только в сравнительно не тронутых рубкой лесах Беловежской пуши сохранились *Aruncus dioicus*, *Isoetes thalictroides*, *Astrantia major*, ранее распространенные в других местах Белоруссии. В отдельных островных местонахождениях Полесья не восстанавливаются естественно вырубленные фитоценозы с участием *Picea abies*.

Для группы ксерофильных (псаммофильных) видов вырубка сосновых лесов, наоборот, способствует их расселению. На обнаженных песчаных почвах вырубок и последующих молодых посадках, где ослаблена конкуренция других растений, широко распространяются западноевропейские (*Holcus mollis*, *Spergula vernalis* и др.), центральноевропейские (*Centaurea rhennana*, *Gypsophila fastigiata*, *Euphorbia cyparissias*, *Potentilla canescens*, *Verbascum phlomoides* и др.), атлантически-европейские (*Corynephorus canescens*, *Arnoseris minima*, *Silene armeria*, *Teesdalia nudicaulis* и др.), евро-сибирско-аралокаспийские (*Hieracium echinoides*, *Plantago indica*, *Silene borysthenica* и др.).

Строительство дорог и населенных пунктов обеспечивает сильное развитие и продвижение видов ксерофильной (псаммофитной) синантропной и рудеральной флор. Песчаные насыпи и откосы грунтовых, шоссе-ных и железных дорог, хорошо дренируемые и глубоко прогреваемые, для термофильных ксерофильных видов являются аналогами степных и полупустынных местообитаний. В связи с этим здесь широкое распространение получают псаммофиты степного происхождения (*Euphorbia cyparissias*, *Potentilla canescens*, *Plantago indica*, *Linaria genistifolia*, *Stachys recta*, *Silene armeria* и др.). В пределах населенных пунктов Полесья в условиях обильного азотного питания получают распространение *Verbena officinalis*, *Reseda lutea*, *Xanthium spinosum*, *Atriplex* sp. и другие представители рудеральной флоры. Расширение сети населенных пунктов способствует обеднению окрестной флоры и исчезновению редких видов в результате прямого воздействия человека.

Сенокосение влияет главным образом на сезонную смену фитоценозов. Меняются состав и строение фитоценозов, отбираются многолетние луговые виды растений, способные к семенному и вегетативному размножению; однолетние виды, не успевающие обсемениться, исключаются. Многие луговые виды растений, в том числе и произрастающие на границах распространения (*Sanguisorba officinalis*, *Euphorbia lucida*, *Beckmannia eruciformis*, *Ranunculus bulbosus* и др.), избирательно адаптировались к этому фактору и нормально заканчивают весь цикл развития.

В зоне действия калийных комбинатов (окр. Солигорска) размыв атмосферными осадками солевых отвалов выработанной породы вызывает исчезновение видов обычной сорно-рудеральной флоры по окраинам полей. Устойчивыми при этом оказались виды-убикисты (*Chenopodium*

album, *Polygonum aviculare*, *Triple urospermum inodorum*). На обнаженных засоленных участках разросся редкий для Полесья вид *Puccinellia distans*. Рудеральные местообитания в окрестностях комбинатов (обочины дорог) обильно заселены галофитом южного происхождения *Salsola iberica*.

Динамика флоры и растительности под влиянием антропогенных факторов

Трансформация земель и динамика естественной растительности. Значительные антропогенные воздействия в Полесье вызывают резкое изменение структуры земель за счет сокращения естественных и увеличения сельскохозяйственных угодий. Уже в ближайшие 5—10 лет открытые низинные травяные болота будут полностью преобразованы в сельскохозяйственные угодья, до 30% сократятся площади пойменных лугов, внепойменные сенокосы и пастбища в значительной степени будут трансформированы в пашню и т. д. Освоенная площадь под сельскохозяйственными угодьями увеличится в 1.5 раза, в отдельных районах (Брестское, Пинское и Центральное Полесье) — в 2—3 раза и составит 50—70% всей территории. Спрямление русел рек, строительство мелиоративных систем и водохранилищ вызовут другие изменения естественных угодий; уменьшится общая обводненность территории.

Все эти преобразования вызывают региональные антропогенные изменения растительного покрова. Изменяются, а в последующем полностью исчезнут гидрофильные травяные осоковые, гипново-осоковые и осоково-злаковые сообщества низинных болот и заболоченных пойм. Соотношение площадей увеличится в сторону ксерофитизации мезо- и мезогидрофильных пойменных луговых сообществ. Фактически исчезнут растительные формации болотного и лугово-болотного типов растительности. Площадь сосновых лесов увеличится с 58.7 до 67%, снизится площадь березовых с 16.3 до 12%, черноольховых — с 13.5 до 9%. Значительно сократятся площади дубовых лесов и полностью исчезнут еловые. Оставшиеся лесные формации будут подвержены повсеместному влиянию антропогенных факторов: типы леса изменятся от гидрофильных к мезо- и ксерофильным в их эколого-фитоценоотическом ряду. Судя по имеющимся данным (Кулаковская и др., 1972), среди освоенных торфяников и на примыкающих к ним водоразделах будет прогрессировать образование открытых песчаных пустошей, требующих облесения. Не исключены в перспективе и другие виды трансформации лесных и сельскохозяйственных земель, в частности лесовосстановление на выработанных торфяниках после торфоразработок и интенсивного нерационального сельскохозяйственного использования.

Изменение границ ареалов и состава флоры. Коренное изменение естественной растительности Полесья, вызванное современным антропогенным влиянием, и ее полное окультурирование предопределяют современную и будущую динамику состава флоры этого региона. Слагающие флору виды растений по-разному реагируют на изменение условий окружающей среды. В оптимальных экологических условиях каждый вид обеспечивает свое существование, развитие и процветание. В напряженных условиях среды обитания (на границах экологических и географических ареалов) норма реакции вида на них существенно отличается от оптимальных. Виды здесь избирательно относятся к экологическим условиям, изменяют жизненность и биологические свойства. На пределах географического распространения они находятся под постоянным воздействием отрицательных, более или менее сбалансированных факторов. Наибольшему влиянию внешних (особенно антропогенных) факторов подвержены виды, произрастающие на границах географических ареалов. В Полесье с его климатическими особенностями это явление наиболее заметно. Для видов, произрастающих на границах географического распространения, напряженность климатических факторов уси-

ливается, кроме того, под влиянием антропогенного фактора. На этой заболоченной грунтовыми и поверхностными водами территории отмечается сравнительно высокий дефицит влажности, вызванной повышенными испаряемостью и температурой воздуха.

Региональная специфичность климатических условий Белоруссии отражается на фитогеографических особенностях ее флоры. Для многих видов территория Белоруссии, в частности Полесье, является местом естественной дизъюнкции их ареала. Полесская хорологическая дизъюнкция в ареале многих географически определенных видов очерчивается границами их распространения по типу областей сплошного распространения: а) равнинной и горной, б) равнинной, в) горной.³ По первому типу в Полесье распространены западноевропейские, восточноевропейские, евро-сибирские, евразийские и голарктические виды (*Trifolium spadiceum*, *T. lupinaster*, *Betula humilis*, *Coeloglossum viride*, *Arnica montana* и др.); по второму — евро-сибирские, евразийские и голарктические виды (*Salix lapponum*, *S. myrtilloides*, *Potentilla recta*, *Astragalus danicus*, *Chamaedaphne calyculata*, *Carex chordorrhiza* и др.); по третьему — европейские, европейско-малоазийские виды (*Hypericum humifusum*, *Cruciata glabra*, *Spergula morisonii*, *Lembotropis nigricans*, *Pulsatilla pratensis*, *Ribes alpinum*, *Viscum album*, *Juncus squarrosus*, *Teesdalia nudicaulis* и др.).

В то же время территория полесской дизъюнкции в ареалах указанных групп видов заселяется другими, противоположными по отношению к условиям среды видами. Ее повышенная теплообеспеченность, сдерживающая распространение умеренных тепло- и влаголюбивых видов, в совокупности с подходящими эдафическими условиями способствует произрастанию здесь теплолюбивых видов юго-западного и южного происхождения. Территорией Полесья и близлежащих местностей ограничивается в основном произрастание европейско-малоазийских (*Chondrilla juncea*, *Coronilla varia*, *Trifolium fragiferum*, *Verbena officinalis* и др.), евро-сибирско-аралокаспийских (*Anagallis arvensis*, *Eryngium planum*, *Gypsophila paniculata*, *Hieracium escholtzii*, *Kochia lanifolia*, *Plantago indica*, *Pulicaria vulgaris*, *Salsola iberica*, *Senecio erucifolius*, *Verbascum phoeniceum* и др.), центральноевропейских (*Anthericum ramosum*, *Centaurea rhennana* и др.) видов. По своей экологии все они являются ксерофильными и ксеромезофильными видами, произрастающими в сосновых лесах, в синантропных и рудеральных местообитаниях на легких песчаных, сухих почвах.

При естественном ходе природных явлений эти две противоположные по отношению к климатическим и эдафическим условиям группы видов находятся в относительном равновесии. Границы их ареалов, обусловленные только природно-экологическими факторами, являются более или менее устойчивыми. Отмечаемые при этом локально-временные изменения границ распространения связаны в основном с вековыми колебаниями климата и его отдельных показателей.

Интенсивная деятельность человека изменяет этот «сбалансированный комплекс» природно-экологических условий. При прямом и косвенном антропогенном влиянии односторонне усиливается действие одного или нескольких из комплекса взаимокомпенсирующих факторов, вызывающее регрессивное или прогрессивное изменение границ ареалов климатически обусловленных видов. Антропогенное изменение границ ареалов — первая качественная ступень региональной современной динамики флоры и изменения ее состава.

В результате комплексного влияния антропогенных факторов за последние 100—120 лет из флоры Полесья выпало около 40 ранее встречаю-

³ а) Ареалы видов охватывают равнинные бореальные области Евразии и южные горные районы Западной и Центральной Европы с дизъюнкцией в Полесье или близлежащие территории; б) ареалы видов простираются только на равнинах Евразии, а в Полесье проходят южные или юго-западные границы бореальных областей их сплошного или островного распространения; в) ареалы видов охватывают только горы Западной и Центральной Европы, а в Полесье проходят северо-восточные границы горных областей их сплошного или островного распространения.

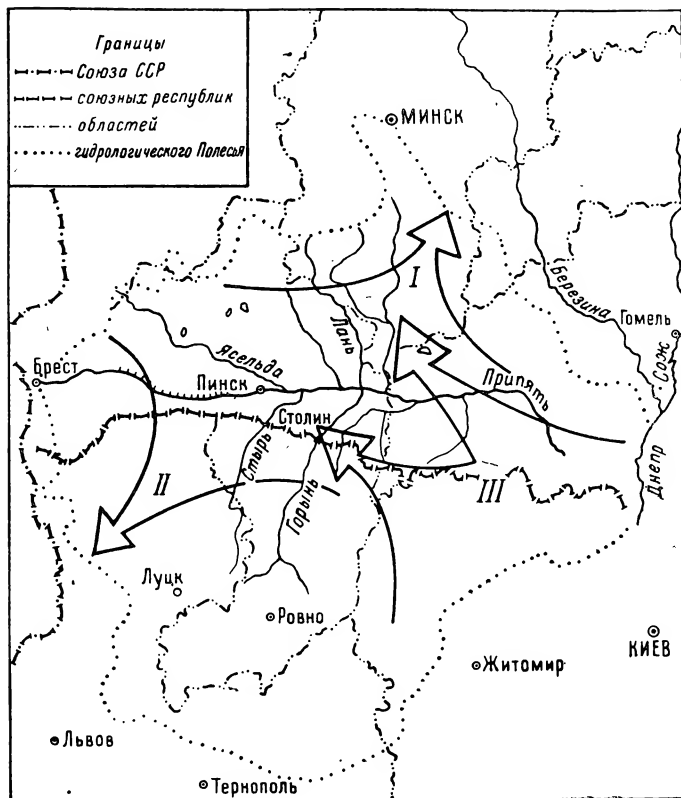


Схема современных путей миграции видов в Припятском Полесье.

щихся видов. Столько же видов заметно сократили свой ареал. Это в основном умеренно тепло- и влаголюбивые виды, относящиеся к европейскому и евросибирскому географическим элементам флоры. Одновременно произошло обогащение флоры новыми миграционными и адвентивными видами, проникшими из соседних регионов, в основном термофильными ксерофильными европейско-малоазиатскими и евросибирско-аралокаспийскими.

Наиболее быстрая и радикальная динамика флоры отмечается в настоящее время и предполагается в будущем. Эколого-географическое и хорологическое изучение отдельных видов показало, что в связи с интенсивным региональным осушением и освоением территории наблюдается тенденция к общей «ксерофитизации» флоры. При этом сокращаются ареалы и выпадают холодостойкие и умеренно тепло- и влаголюбивые виды. По отношению к изменяющимся условиям среды они объединяются нами в группу с регрессивным типом ареала. Участие их в составе флоры с каждым годом по мере освоения территории Полесья будет снижаться.

В то же время появляются новые и расширяются ареалы произрастающих здесь умеренно теплолюбивых и теплолюбивых сухолюбивых видов. Обогащение современной флоры Полесья происходит также за счет увеличения роли адвентивных видов. Только в последние годы здесь получили широкое распространение *Corispermum hyssopifolium*, *C. nitidum*, *Kochia laniflora*, *K. scoparia*, *Salsola iberica*, *Amaranthus blitoides*, *Ambrosia artemisifolia*, *Cyclachaena xanthiifolia* и др. Все они объединяются нами в группу с прогрессивным типом ареала. В будущем роль их в составе флоры будет возрастать.

Изучение хорологических особенностей, а также анализ прошедших и современных изменений флоры позволили нам наметить пути изменения границ ареалов и современной миграции видов, способствующие изменению ее состава: I — регрессивный северо-восточный (равнинный),

II — регрессивный юго-западный (горный), III — прогрессивный северо-западный и западный (см. рисунок).

Эти пути миграции согласуются с климатическими особенностями Полесья и тенденциями в их изменении в результате антропогенного влияния. Они являются возможным доказательством современной и предполагаемой в будущем (прогнозной) динамики флоры Полесья. Этими путями, с одной стороны, флора будет обедняться, с другой — обогащаться новыми видами. Относительно постоянными останутся «конкретные флоры» заповедников, заказников и других охраняемых мест.

Установленные региональные закономерности современных изменений растительного покрова Полесья позволяют предусмотреть и оценить нежелательную (отрицательную) динамику, а также наметить пути рационального использования и охраны флоры и растительности при освоении не только данной естественноисторической области, но и близких к ней по природным условиям территорий, и в первую очередь обширных пространств Нечерноземной зоны европейской части СССР.

ЛИТЕРАТУРА

- Александрова В. Д. 1962. Проблемы развития в геоботанике. Бюлл. МОИП, отд. биол., 67, 2. — 1964. Динамика растительного покрова. Полевая геоботаника, III.
- Буш К. К. 1962. Эффект осушения в зависимости от условий лесопроизрастания и гидротехнических условий. В кн.: Мелиорация сельскохозяйственных и лесных угодий северо-запада СССР. Петрозаводск.
- Быков Б. А. 1957. Геоботаника.
- Гельтман В. С. 1973. Эколого-географический и типологический анализ лесной растительности Белоруссии. Автореф. докт. дис., Минск. — 1974. Теоретические основы лесотипологических исследований в Белоруссии. Экология, 1.
- Колесников Б. П. 1967. Некоторые вопросы развития лесной типологии. В кн.: Типы и динамика лесов Урала и Зауралья. Тр. инст. экологии растений и животных, 53. Свердловск. — 1968. К вопросу о классификации форм динамики лесного покрова. В кн.: Материалы по динамике растительного покрова. Владимир.
- Козловская Н. В., В. И. Парфенов. 1972. Хорология флоры Белоруссии.
- Куренцова Г. Э. 1973. Естественные и антропогенные смены растительности Приморья и Южного Приамурья.
- Кулакowska Т. Н., Н. И. Смеян, И. Н. Соловей, Т. А. Романова, В. И. Чувичко. 1972. Земельный фонд. В кн.: Проблемы Полесья, 1, Минск.
- Лавренко Е. М. 1940. Степи СССР. В кн.: Растительность СССР, 2. — 1959. Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения. Полевая геоботаника, 1.
- Марков М. В. 1962. Общая геоботаника.
- Матвеева Е. П. 1965. Сравнительный анализ природной и культурной травянистой растительности сенокосов и пастбищ Советской Прибалтики. Автореф. докт. дис. Л. — 1967. Луга Советской Прибалтики. — 1973. Динамика и смены луговых сообществ Советской Прибалтики. В кн.: Проблемы биогеоценологии, геоботаники и ботанической географии. Л.
- Ниценко А. А. 1961. Изменение естественной растительности Ленинградской области под воздействием человека. — 1969. К истории формирования современных типов мелколиственных лесов северо-запада европейской части СССР. Бот. ж., 54, 1. — 1973. Понятие о развитии в применении к растительному покрову. В кн.: Исследования структуры и строения растительного покрова. Тр. Петергоф. биол. инст., 22.
- Парфенов В. И. 1975. Современные антропогенные изменения флоры и растительности Полесья. Автореф. докт. дис. Киев.
- Парфенов В. И., Г. А. Ким. 1976. Динамика лугово-болотной флоры и растительности Полесья под влиянием осушения.
- Пьявченко Н. И. 1963. Лесное болотоведение (основные вопросы).
- Работнов Т. А. 1955. Разногодичная изменчивость лугов. Бюлл. МОИП, отд. биол., 60, 3. — 1957. Основные виды изменчивости луговой растительности. Бюлл. МОИП, отд. биол., 62, 5. — 1965. Разногодичная изменчивость лугов. Бюлл. МОИП, отд. биол., 60, 3.
- Регель К. В. 1913. Растительность болот Северного Полесья и влияние на нее осушки и орошения. Тр. Бюро по прикл. ботанике, 6, 9.
- Смоляк Л. П. 1969. Болотные леса и их мелиорация.
- Сукачев В. Н. 1942. Идея развития в фитоценологии. Сов. бот., 1—2. — 1950. О некоторых основных вопросах фитоценологии. Проблемы ботаники, 1. — 1952. Программа маршрутного и полустационарного геоботанического изучения

лесной растительности. В кн.: Краткое руководство для геоботанических исследований в связи с полезащитным лесоразведением. М.

Шенников А. П. 1964. Введение в геоботанику.

Юркевич И. Д., В. С. Гельтман, П. Я. Петровский. 1970. Антропогенные сукцессии лесных биогеоценозов в Белоруссии. Тр. МОИП, отд. биол., 38.

Юркевич И. Д., Д. С. Голод, В. И. Парфенов. 1971. Типы и ассоциации еловых лесов.

Юркевич И. Д., Л. П. Смаляк, В. І. Парфенаў. 1972. Дынаміка лясной, дугавой і балотнай расліннасці у сувязі з меліярацыяй. Весці АН БССР, сер. біял. навук, 5.

Ярошенко П. Д. 1956. Смены растительного покрова Закавказья в их связи с почвенно-климатическими изменениями и деятельностью человека.

Институт экспериментальной ботаники
им. В. Ф. Купревича АН БССР,
Минск.

Получено 28 IV 1978.

S U M M A R Y

As a result of considerable effect of anthropogenic factors (mainly — reclamation of marshlands and development of unused lands) on natural development process of Pripjat Polessie vegetation, local changes of natural plant community structure, reversible and irreversible replacements of plant communities and regional dynamics of vegetation and flora take place. On reclaimed lands these processes are accompanied by plant community vitality, productivity and water composition changes, replacement of hydrophil communities by mesophil and xerophil ones. Under the influence of agricultural development of lands the process of complete replacement of indigenous natural plant communities by undesirable field-ruderal ones takes place. These factors result in complete disappearance of marsh and meadow-marsh types of vegetation, reduction of habitat and elimination of heat- and moisture-loving plant species from the flora structure. There is a tendency towards total «mesophytization» and «xerophytization» of flora.

On the basis of chorological peculiarity studies and the analysis of past and current flora changes the following ways of changes of habitat borders and migration of species, contributing either to scanting or to enrichment of flora structure, have been traced: 1) regressive north-eastern (plain), 2) regressive south-western (mountain), 3) progressive north-western and western.

УДК 581.3 : 582.952.6

Э. С. Терехин

ЭМБРИОЛОГИЯ *OROBANCHACEAE*.
III. *MANNAGETTAEA HUMMELII* H. SMITH

E. S. TERYOKHIN. THE EMBRYOLOGY OF *OROBANCHACEAE*.
III. *MANNAGETTAEA HUMMELII* H. SMITH

Описаны основные черты эмбриологии *Mannagettaea hummelii*: плацентация, развитие и строение семезачатка, макроспорогенез и развитие зародышевого мешка, развитие эндосперма и семени, эмбриогенез и строение пыльников и пыльцевых зерен. По всем существенным эмбриологическим признакам развитие *M. hummelii* совпадает с развитием других представителей сем. *Orobanchaceae*. Отмечены своеобразие плацентации и оригинальность скульптуры семенной оболочки. Обсуждаются некоторые особенности биологии и послесемennого развития спорофита. Показано своеобразие развития побега, редукция системы вегетативного размножения. Высказаны предположения о возможности использования особенностей строения соцветий, строения побега и скульптуры семенной оболочки для таксономии семейства заразиховых.

Mannagettaea — один из немногих родов сем. *Orobanchaceae*, эмбриология которого остается не изученной. На территории СССР обитает один из двух известных представителей этого рода — *M. hummelii* H. Smith, описанный ранее М. Г. Поповым как *M. ircutensis* М. Поп. (Smith, 1933; Красноборов, 1975). Изучение эмбриологических особенностей *Mannagettaea* имеет существенное значение в связи с недостаточной разработанностью систематики и филогении заразиховых. *Mannagettaea* (наряду с *Phacellanthus*) относится к числу редко встречающихся азиатских представителей сем. *Orobanchaceae*, характеризующихся своеобразными чертами строения и биологии, отличающими их от основной, лучше изученной группы родов (*Orobanche*, *Cistanche*, *Aeginetia* и др.).

В настоящей работе приводится описание основных эмбриологических структур и процессов у *M. hummelii*, а также даны некоторые сведения по экологии этого вида.

Материал и методика

Сборы эмбриологического материала по *M. hummelii* и изучение экологии этого вида проводились в 1973 г. в окрестностях пос. Туран (Тункинский аймак Бурятской АССР) в долине р. Иркут. Эмбриологический материал был фиксирован в смеси FAA (7:7:90). Дегидратация и инфильтрация парафином производились по обычной цитологической методике, через спирты и хлороформ. Срезы толщиной 10—15 мкм окрашивались генциан-виолетом (по Ньютону) с подкраской оранжей Ж в гвоздичном масле.

Результаты исследования

П л а ц е н т а ц и я. Завязь у *M. hummelii* верхняя, одногнездная, с париетальной медианной плацентацией. Число составляющих ее плодолистиков, а также число плацент — признак, довольно вариабельный в пределах популяции и даже одного растения. Наиболее часто гинеей *M. hummelii* состоит из двух плодолистиков с четырьмя интрузив-

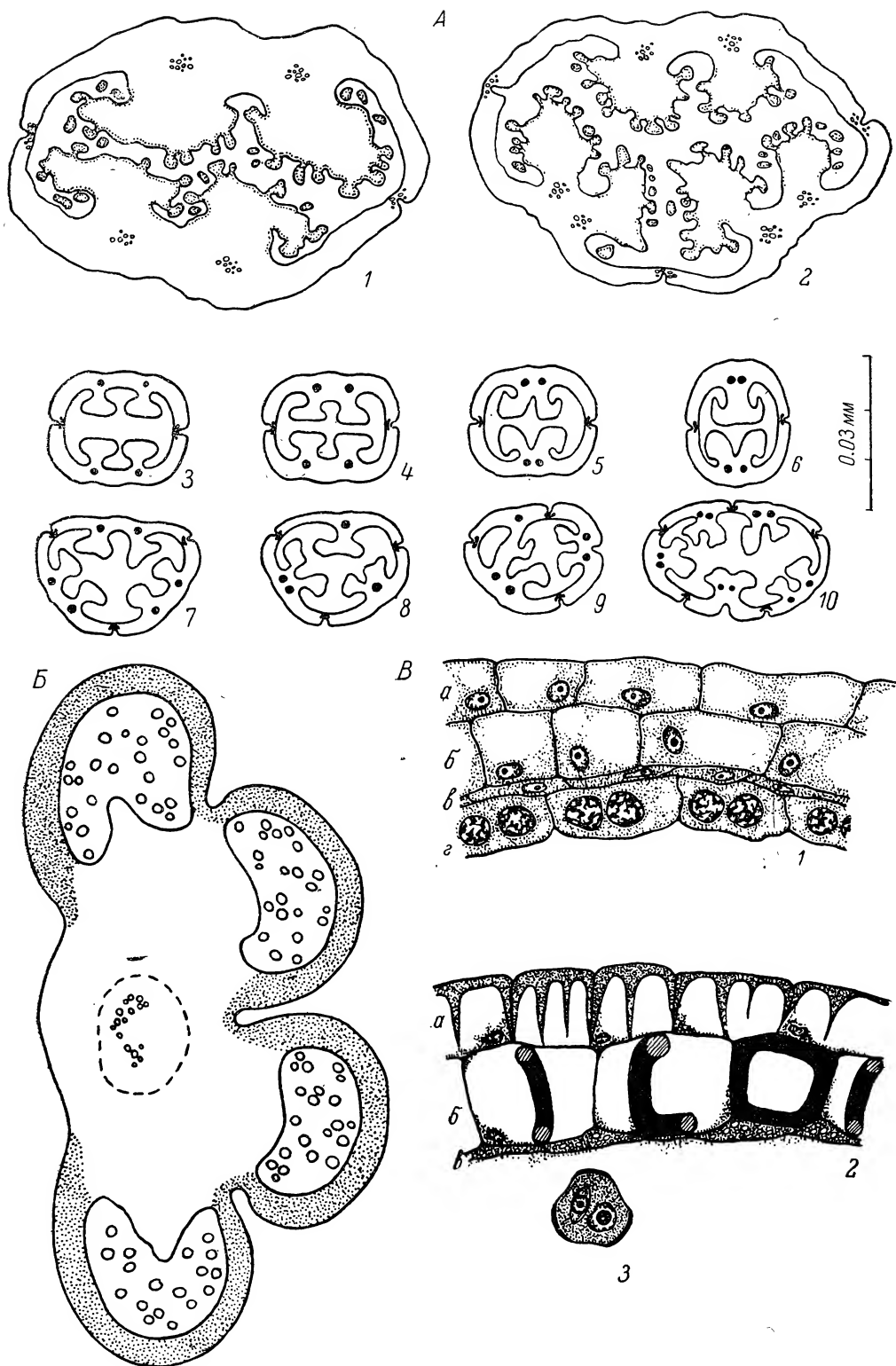


Рис. 1. Строение завязи, пыльника и микроспорангия *Mannagettaea hummelii* H. Smith.

А — строение завязи: 1 — завязь из двух плодolistиков; 2 — завязь из трех плодolistиков; 3—10 — вариации в числе плодolistиков, числе и взаимном положении плацент (на поперечных срезах через завязь в период оплодотворения). Б — строение пыльника (поперечный срез; точками обозначена область образования утолщений клеточных оболочек, микроспорангиев, стенок завязи). В — строение стенки микроспорангия: 1 — сформированная стенка микроспорангия (а — эпидерма, б — эндотей, в — средний слой, г — тапетум), 2 — стенка микроспорангия в период созревшей пыльцы (а — эпидерма, б — эндотей, в — средний слой); 3 — зрелое пыльцевое зерно.

ными, неправильно Т-образными, попарно сближенными плацентами (рис. 1, А, 1). На примере строения разных завязей можно наблюдать различную степень сближения, а затем и слияния субмаргинальных плацентов, принадлежащих разным плодолистикам (рис. 1, А, 3—6). В некоторых цветках гинецей состоит из трех плодолистиков с шестью плацентами (рис. 1, А, 2). В этом случае можно наблюдать разную степень попарного сближения и конгенитального срастания плацентов (рис. 1, А, 7, 8), сопровождающегося в некоторых случаях и объединением их проводящей системы (рис. 1, А, 8, 9). Была также обнаружена завязь, состоящая из пяти плодолистиков (рис. 1, А, 10).

Следует также упомянуть еще об одной особенности плацентации у *M. hummelii*: в нескольких случаях мы наблюдали в основании и у середины завязи конгенитальное срастание плацентов из двух соседних плодолистиков (рис. 1, А, 9).

Как нам представляется, необычная вариабельность завязей *M. hummelii* по числу плодолистиков, числу плацентов и различий в степени их обособления или срастания проливает свет на сложную проблему эволюции плацентации в семействе заразиховых. Этот вопрос будет подробнее рассмотрен ниже, при обсуждении результатов исследования.

С е м я з а ч а т о к. Сформированные семязачатки *M. hummelii* tenuinuцеллятные, однопокровные, гемитропные, иногда гемиянатропные или почти анатропные (рис. 2, 14). Каждый семязачаток содержит по одному зародышевому мешку. Семязачаток возникает на плаценте в виде небольшого бугорка, содержащего клетки эпидермы и субэпидермы плаценты. В каждой завязи образуется до 2 тыс. семязачатков. Обособление интегумента совпадает с дифференциацией археспориальной клетки (рис. 2, 1). Смыкание краев интегумента и образование микропилярного канала происходят ко времени завершения мейоза материнской клетки макроспора или иногда несколько позже, ко времени образования двухъядерного зародышевого мешка (рис. 2, 7).

Поворот семязачатка начинает отчетливо проявляться уже во время дифференциации археспория (рис. 2, 1) и заканчивается на стадии четырехъядерного зародышевого мешка. Развитие и строение сформированного семязачатка *M. hummelii* по всем признакам не выходит за пределы «заразихового» типа. Семяножка выражена слабо.

М е г а с п о р о г е н е з и р а з в и т и е з а р о д ы ш е в о г о м е ш к а. Как мы уже отметили, археспориальная клетка в семязачатке *M. hummelii* дифференцируется одновременно с обособлением интегумента. Она непосредственно, без отделения кроющей клетки, преобразуется в макроспороцит (рис. 2, 1—3). Мейоз протекает обычным для заразиховых способом.

В результате образуется характерная линейная тетрада микроспор (рис. 2, 4—6). Зародышевый мешок развивается из халазальной макроспоры, три остальные дегенерируют в течение начальных стадий развития зародышевого мешка (рис. 2, 7).

Развитие зародышевого мешка протекает по Polygonum-типу (рис. 2, 7—10). Характерная особенность развития зародышевого мешка заразиховых — изгибание его халазального конца в направлении семяножки. Этот признак у *M. hummelii* варьирует в довольно широких пределах. Иногда это изгибание отчетливо проявляется уже на четырехъядерной стадии развития зародышевого мешка (рис. 2, 9). В других случаях это изгибание слабо выражено даже и в сформированных семязачатках с вполне развитыми зародышевыми мешками. В целом развитие и строение зрелого зародышевого мешка вполне соответствуют картинам, наблюдавшимся у других представителей семейства заразиховых.

Микропилярная область зародышевого мешка значительно расширена в сравнении с остальной его частью. Полярные ядра сближаются и сливаются перед оплодотворением, располагаясь вблизи яйцевого аппарата (рис. 2, 11, 12). Синергиды и антиподы разрастаются незначи-

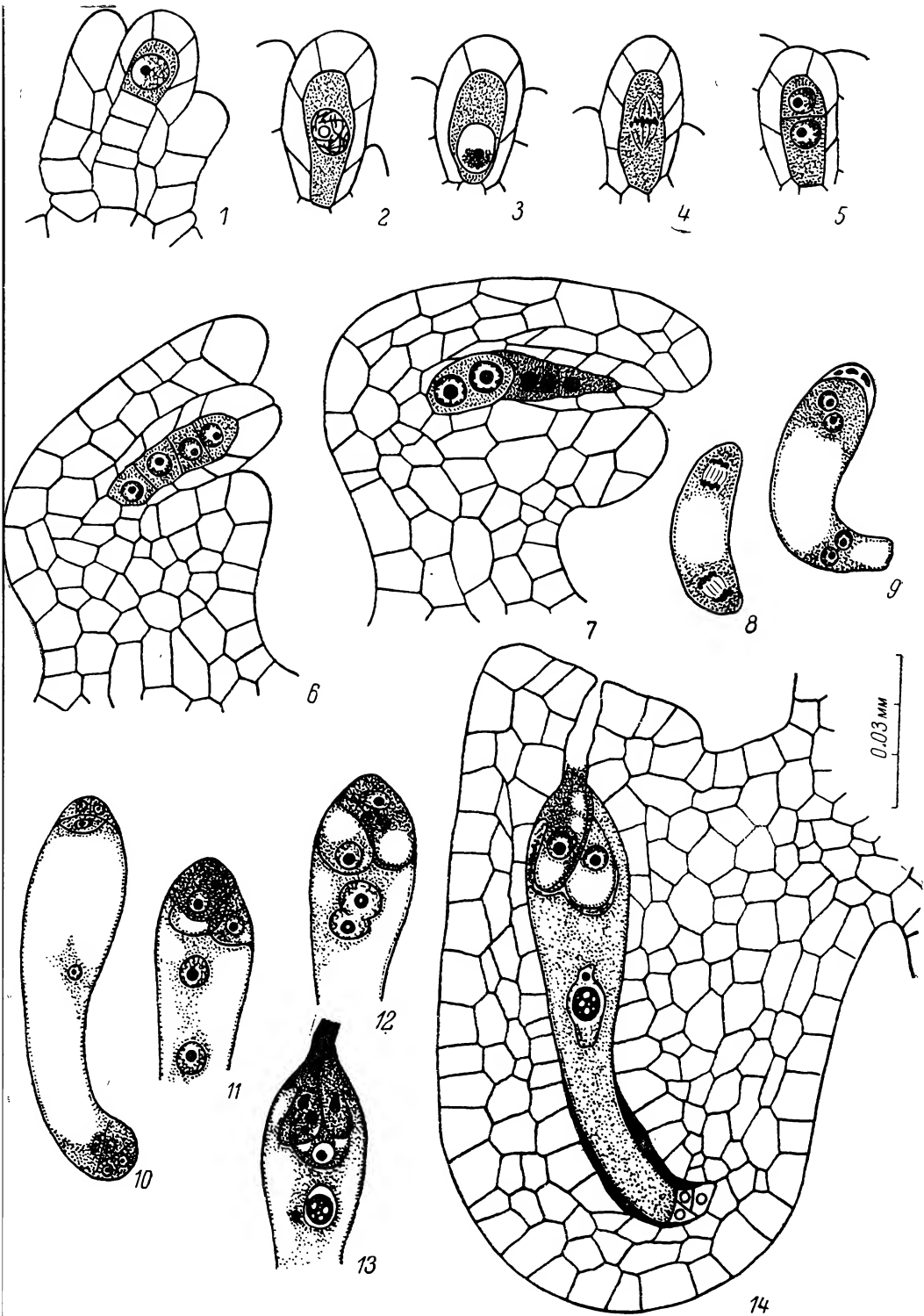


Рис. 2. Развитие и строение семязачатка, макроспорогенез и развитие зародышевого мешка *Mannagettaea hummelii* H. Smith.

1—6 — макроспорогенез; 7—12 — развитие зародышевого мешка; 13 — оплодотворение; 14 — строение семязачатка и зародышевого мешка в период оплодотворения.

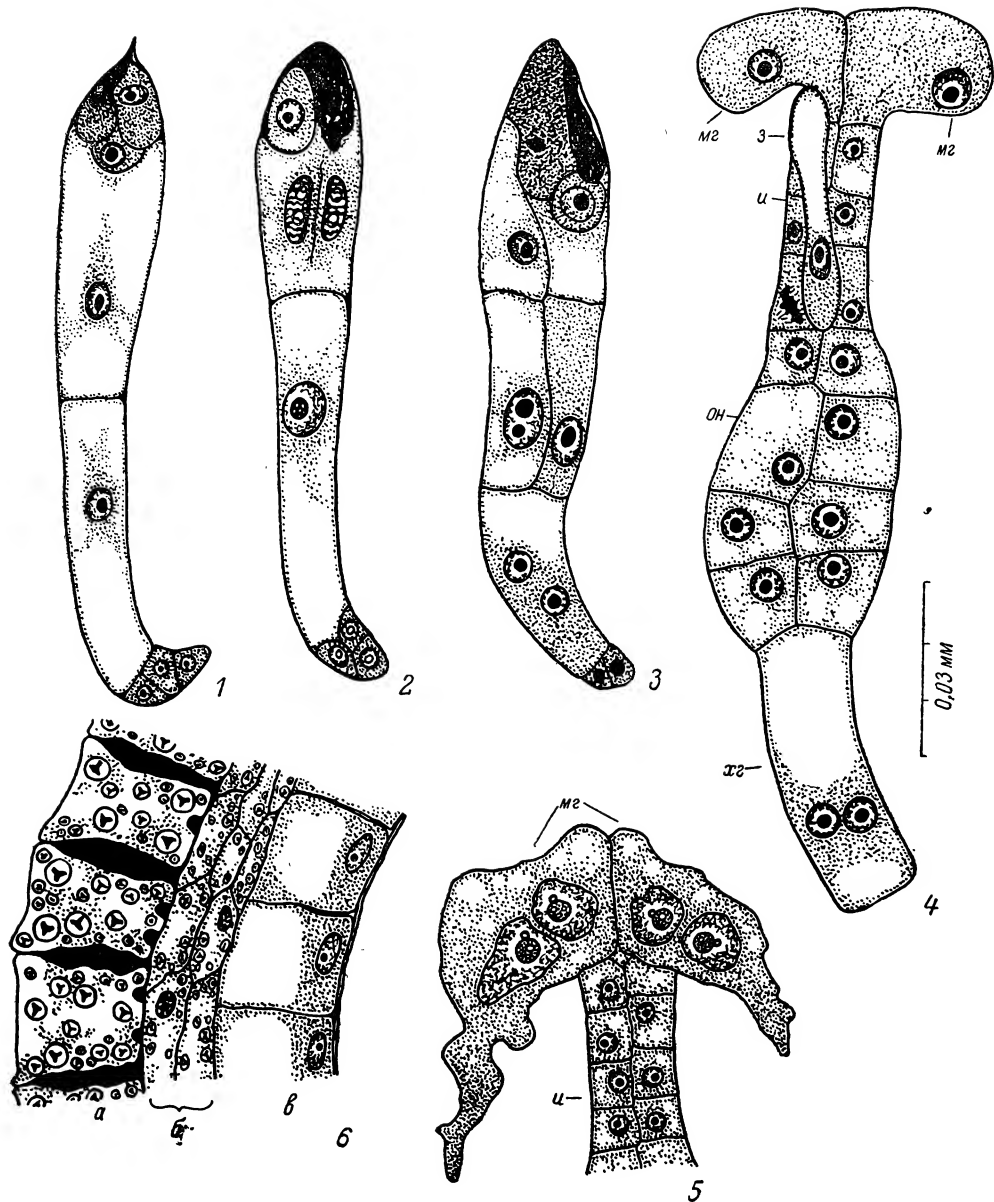


Рис. 3. Развитие эндосперма, строение эндоспермальных гаусториев и интегумента *Mannagettaea hummelii* H. Smith.

1—4 — начальные этапы формирования эндосперма (мг — микропилярный гаусторий, з — зигота, и — истмус (шейка), он — основной эндосперм, хз — халазальный гаусторий); 5 — строение сформированного микропилярного гаустория эндосперма; 6 — строение интегумента в период формирования эндосперма (а — наружная эпидерма интегумента, б — средние слои, в — интегументальный тапетум).

тельно, при этом антиподы сохраняются в течение первых этапов развития эндосперма (рис. 3, 1—3). Оплодотворение двойное (рис. 2, 13, 14).

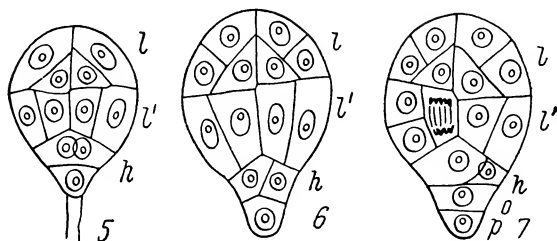
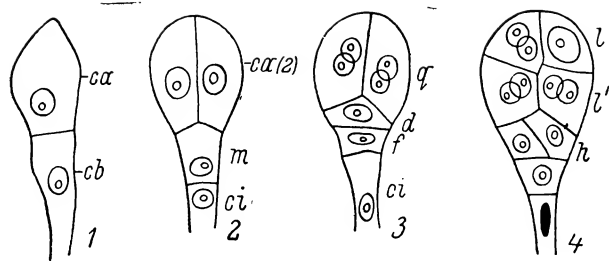
Мужской спорангий и пыльца. В цветке *M. hummelii* 4 или 6 тычинок, каждая из которых несет четырехгнездный пыльник (рис. 1, Б). Гнезда пыльника располагаются попарно в двух отчетливо выраженных теках, каждая из которых раскрывается при созревании пыльцы общей щелью. В связи с тем, что начальные стадии развития бутонов протекают скрытно в почве, нам удалось наблюдать лишь завершающие этапы формирования стенки микроспорангия и пыльцевого зерна. Сфор-

мированная стенка спорангия состоит из четырех слоев: эпидермы, эндотеция, среднего слоя и тапетума (рис. 1, В, 1). Секреторный тапетум представлен одним слоем двудерных клеток и дегенерирует ко времени формирования одноядерных микроспор, перед их делением. Довольно необычно то, что клетки среднего слоя стенки микроспорангия сохраняются у *M. hummelii* вплоть до созревания пыльцевых зерен (рис. 1, В, 2). Клетки среднего слоя в это время заполнены мелкими крахмальными зернами и не обнаруживают каких-либо признаков дегенерации. Ко времени созревания пыльцевых зерен в клетках эпидермы и эндотеция образуются весьма характерные утолщения (рис. 1, В; 2). В клетках эндотеция образуются толстые кольцообразные утолщения (обычно по одному «кольцу» в каждой клетке, иногда кольцо раздваивается). Форма и расположение этих утолщений довольно сходны с таковыми у *Phelypaea coccinea* (Терехин, 1966). Характер утолщений в клетках эпидермы иной. Здесь от утолщенной наружной стенки клеток как бы отходят постепенно сужающиеся тяжи (рис. 1, В, 2). Утолщения в клетках эпидермы часто выражены слабо или почти не выражены.

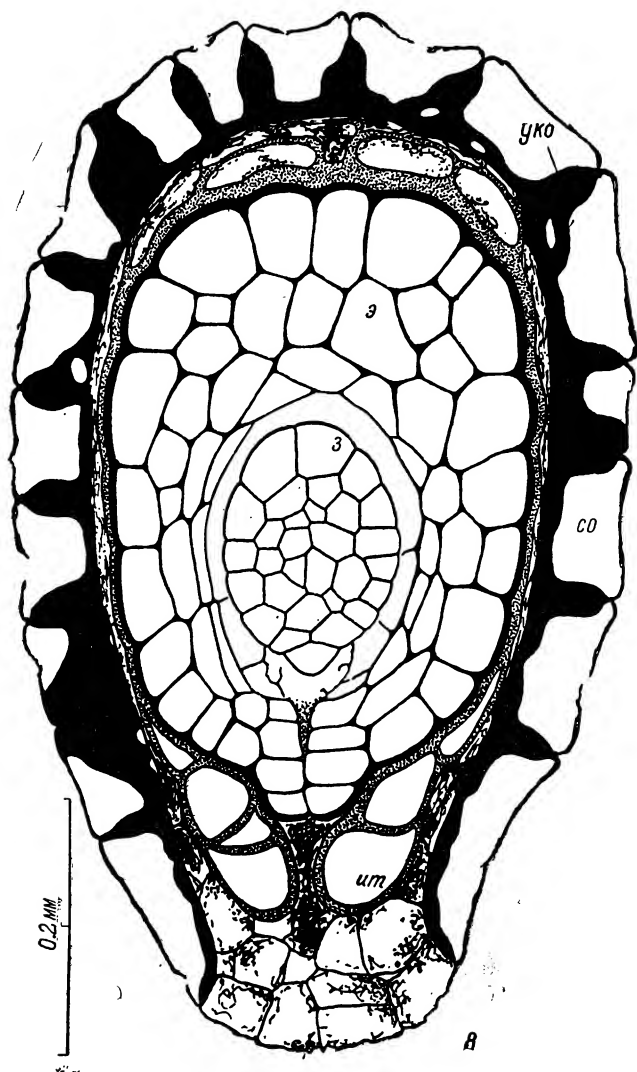
Для пыльцевых зерен *M. hummelii* характерно пристенное образование генеративной клетки. Зрелые пыльцевые зерна одиночные, двухклеточные, трехборзднопоровые (рис. 1, В, 3).

Э н д о с п е р м. Эндосперм *M. hummelii* клеточный. Первичное ядро эндосперма после оплодотворения перемещается к центру зародышевого мешка и вскоре делится с образованием в зародышевом мешке поперечной перегородки, отделяющей халазальный гаусторий и микропилярную «камеру» эндосперма (рис. 3, 1). Ядро клетки халазального гаустория делится впоследствии еще раз без образования клеточной перегородки (рис. 3, 3). Размер халазального гаустория варьирует в разных зародышевых мешках. На двудерной стадии развитие халазального гаустория завершается (рис. 3, 4).

В микропилярной «камере» эндосперма ядро делится с образованием продольной (по отношению к зародышевому мешку) перегородки (рис. 3, 2). Вновь образовавшиеся дочерние клетки делятся поперечно, отчленяя двухклеточный микропилярный гаусторий и клетки — инициали «тела» и «шейки» (истмуса) эндосперма (рис. 3, 3). В дальнейшем после нескольких поперечных делений клеток зачатка «тела» эндосперма эти клетки постепенно утрачивают строгую ориентацию делений, формируя овальное образование. Однако в области, прилегающей к микропилярным гаусториям, сохраняется так называемая шейка эндосперма (рис. 3, 4) с упорядоченными рядами клеток. Клетки микропилярного гаустория вскоре после своего образования становятся двудерными и значительно разрастаются, внедряясь в ткани интегумента, что свидетельствует об их агрессивности и важной роли в трофических функциях (рис. 3, 5). В процессе формирования эндосперма микропилярный гаусторий значительно увеличивается в размерах (рис. 3, 4—5). Разрастаются и окружающие его структуры семени; развитие интегумента при этом сопровождается отчетливой дифференциацией его клеточных слоев. На средних стадиях формирования эндосперма в интегументе отчетливо различаются три зоны: эпидерма, клетки которой заполнены крупными и мелкими крахмальными зернами; два-три внутренних слоя, клетки которых также заполнены мелкими крахмальными зернами, и эндотелий (внутренняя эпидерма), сильно увеличенные и вакуолизированные клетки которого лишены в это время крахмала и имеют довольно плотную цитоплазму, сосредоточенную у оболочек, примыкающих к эндосперму (рис. 3, 6). Все это свидетельствует о запасующих функциях клеток эпидермы и внутренних слоев, а также о трофической транспортной функции интегументального тапетума. Довольно очевидно также, что запасные вещества наружной эпидермы интегумента (появляющиеся уже в период оплодотворения) расходуются в основном на построение скульптурных утолщений семенной оболочки, тогда как запасные вещества внутренних слоев — на развитие эндосперма.



0.03 mm



З а р о д ы ш. Перед первым делением зигота *M. hummelii* значительно разрастается, проходит «шейку» (истмус) и внедряется в «тело» эндосперма (рис. 3, 4). Ядро зиготы постоянно располагается вблизи ее растущего конца и здесь делится (с образованием поперечной клеточной перегородки), достигнув определенной области эндосперма.

Начальные этапы эмбриогенеза *M. hummelii* совпадают с таковыми у большинства изученных представителей семейства заразиховых (за исключением *Aeginetia*). Судьба образовавшихся в результате поперечного деления зиготы клеток *ca* и *cb* в дальнейшем различна (рис. 4, 1—8). Клетка *cb* делится поперечно с образованием одноклеточного нитчатого суспензора *ci* и клетки *m*, примыкающей к клеткам, производным от *ca*. Клетка *m* обычно еще раз делится поперечно, формируя элементы *d* (верхняя дочерняя клетка, инициал гипофиза) и *f* (нижняя дочерняя клетка от *m*). Инициальная клетка гипофиза *d* дважды делится косыми перегородками (рис. 4, 4—8), образуя трехклеточный гипофиз *h*. В отдельных случаях гипофиз формируется из клетки *m*.

Таким образом, формирование гипофиза происходит у *M. hummelii* тем же способом, что и у остальных изученных представителей семейства заразиховых (Терехин, 1966, 1973; Никитичева, 1977, и др.), за исключением *Aeginetia* (Juliano, 1935; Tiagi, 1952). Однако мы наблюдали у *M. hummelii* некоторые отличия от типичного хода формирования гипофиза в эмбриогенезе Onagrad-типа. Исследование эмбриогенеза *M. hummelii* показало, что в состав собственно зародыша, в его базальную часть, кроме инициали гипофиза *d*, могут входить также и клетка *f* (рис. 4, 4—6) или даже терминальная дочерняя клетка от *ci* в случае деления этой последней (рис. 4, 7). Этот процесс хорошо прослеживается благодаря тому, что во время образования эмбриодермы собственно зародыш четко обособляется от суспензора, формируя утолщенные наружные оболочки его клеток (рис. 4, 5).

Таким образом, в отличие от Onagrad-типа эмбриогенеза у *M. hummelii*, так же как и у *Phacellanthus tubiflorus* Sieb. et Zucc. (Терехин, 1973), в состав гипофиза и собственно зародыша, кроме инициальной клетки гипофиза, включаются и одна-две ниже расположенные клетки, производные от *cb* (рис. 4, 5—8). Это, однако, не нарушает общего хода эмбриогенеза, протекающего в соответствии с закономерностями Onagrad-типа. В то же время эти вариации эмбриогенеза могут, вероятно, служить примером перехода к способу эмбриогенеза, наблюдаемому у *Aeginetia*.

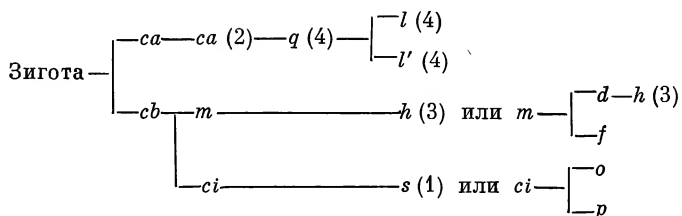
Клетка *ca* двуклеточного зародыша дважды делится продольными перегородками, формируя квадранты *q*, каждый из которых в свою очередь делится поперечно, образуя два этажа октантов *l* и *l'* (рис. 4, 2—4). На стадии октантов в клетках этажей *l* и *l'* происходят периклинальные деления, отграничивающие эмбриодерму. В отличие от многих других заразиховых дифференциация эмбриодермы в клетках этажа *l* происходит здесь без нарушений (рис. 4, 5—7).

На этапе дифференциации эмбриодермы развитие зародыша *M. hummelii* собственно завершается. До созревания семени в клетках зародыша происходят еще несколько антиклинальных делений, не имеющих дифференциального значения, рост клеток и некоторое изменение их взаимного положения (рис. 4, 7, 8). Деления, дифференцирующие инициали плеромы и периблемы, в эмбриогенезе *M. hummelii*, как правило, не происходят. Редуцированный зародыш представлен в зрелом семени стадией раннего глобулярного проэмбрио. Инициали семядолей и эпикотили отсутствуют.

Рис. 4. Эмбриогенез и строение зрелого семени *Mannagettaea hummelii* H. Smith.

1—7 — последовательные стадии эмбриогенеза (объяснение в тексте); 8 — медианный продольный срез через зрелое семя (*з* — зародыш, *э* — эндосperm, *со* — семенная оболочка, *уко* — утолщения клеточных оболочек, *ит* — остатки клеток интегументального тапетума).

Схема эмбриогенеза *M. hummelii* может быть выражена следующей формулой



Основные процессы эмбриогенеза у *M. hummelii* совпадают с теми, которые мы наблюдали ранее у *Phacellanthus tubiflorus* (Терехин, 1973).

Развитие и строение семени. Формирование семени начинается вскоре после оплодотворения. Первый его период сопровождается довольно значительным и быстрым разрастанием эндосперма, которое коррелирует с разрастанием окружающих эндосперм структур семени. Дифференцированные ткани интегумента (рис. 3, 6) принимают активное участие (через интегументальный тапетум) в снабжении развивающегося эндосперма питательными веществами, а также в накоплении запасных веществ, идущих на формирование семенной оболочки. Процессы дезинтеграции и поглощения тканей в этот период не выражены. В дальнейшем рост семени прекращается, ткани его халазальной и микропилярной области начинают дегенерировать в результате активности гаусторий эндосперма.

Раньше всего процессы дезинтеграции клеток наблюдаются в халазальной области семени, где халазальный гаусторий эндосперма довольно быстро прекращает свою активность, а его содержимое используется эндоспермом. Постепенно процессы дезинтеграции внутренних слоев интегумента и интегументального тапетума захватывают и среднюю часть семени. Наиболее долго сохраняются в процессе развития семени микропилярный гаусторий и прилегающие к «шейке» эндосперма клетки интегументального тапетума. Их остатки видны даже и в вполне сформированном семени (рис. 4, 8). Можно предполагать, что питательные вещества клеток наружной эпидермы интегумента (в основном крахмал) используются на построение семенной оболочки, которая у *M. hummelii*, как и у большинства других заразиховых, состоит из двух слоев клеток. Образование семенной оболочки заканчивается формированием специфических утолщений радиальных и внутренних тангентальных оболочек клеток эпидермы интегумента (рис. 3, 6). Прежде всего значительно утолщаются радиальные оболочки, а затем и внутренние тангентальные, главным образом в области соединения клеток эпидермы между собой. Образовавшиеся утолщения формируют характерную скульптуру клеток семенной оболочки, по-видимому, специфическую для каждого рода, а возможно и вида заразиховых. Можно предполагать поэтому, что скульптура семенной оболочки может быть использована в качестве надежного индикатора таксонов заразиховых в ранге рода.

Клетки микропилярной области семени, в отличие от остальных его частей, не образуют скульптурных утолщений (рис. 4, 8). Они становятся пустыми, располагаются в несколько рядов и в дальнейшем служат местом проведения к зародышу стимуляторов прорастания (выделений из корней растений-хозяев) и выхода проростка из семени. Первой из этих целей служит и характерное расположение клеток эндосперма зрелого семени в области остатков его «шейки». Здесь клетки зрелого эндосперма прилегают друг к другу не столь плотно и как бы образуют проход к базальной области зародыша.

Зародыш в процессе роста и развития, по-видимому, вначале получает свое питание через суспензор, но на последующих этапах развития частично поглощает окружающие его клетки эндосперма (рис. 4, 8). В зрелом семени зародыш представлен немногочеточным (около 30 клеток

на продольном медианном срезе) овальным образованием (рис. 4, 8). Как и у других представителей семейства заразиховых, его клетки после завершения делений разрастаются по отношению друг к другу таким образом, что его овальная форма сохраняется.

Обсуждение результатов

По некоторым особенностям биологии и развития *M. hummelii* существенно отличается от большинства представителей семейства заразиховых. Пожалуй, ближе всего *M. hummelii* по образу жизни сходна с *Phacellanthus*. Однако и между этими растениями имеются значительные различия.

Как у *Phacellanthus*, так и у *Mannagetaea*, по нашим наблюдениям, почти весь период вегетации происходит под землей, в почве, на корнях растений-хозяев. На поверхности почвы появляются лишь соцветия, которые образуют характерные куртины, как бы случайно разбросанные по земле, стебли же всегда остаются в почве. Можно думать, что это сходство в особенностях поведения пучкоцвета и маннагеттеи обусловлено сходством способов опыления и распространения семян. Было бы интересно, по-видимому, подробнее исследовать эти адаптации.

Различия между этими растениями состоят прежде всего в их гостальной специфичности и отсюда в особенностях вегетативного размножения. Тогда как *P. tubiflorus* (Терехин, 1973) паразитирует на корнях ясеня *Fraxinus*, *M. hummelii* — исключительно на корнях *Caragana jubata*. Оба растения-хозяина (одно дерево, другое — кустарник) резко различаются по местообитанию, характеру развития корневой системы, что, по-видимому, оказывает существенное влияние на особенности взаимосвязей паразита и хозяина, а через это — на особенности вегетативного размножения паразита. В то время как для *P. tubiflorus* характерна наиболее развитая (из всех известных у заразиховых) система вторичных протосом (органов вегетативного размножения, обеспечивающих повторные контакты с растением-хозяином и образование новых растений), у *M. hummelii* вторичные протосомы полностью отсутствуют, но из одного гаустория могут развиваться два побега.

Сходные различия в системах вегетативного размножения, зависящие от особенностей развития корневой системы растения-хозяина, были обнаружены нами и у некоторых среднеазиатских видов *Orobanche*. Так, у *O. sogdiana*, паразитирующей на корнях *Amygdalus bucharica*, была обнаружена хорошо развитая система вторичных протосом, тогда как у *O. kotschyi*, паразитирующей на корнях *Ferula* и *Prangos*, вторичные протосомы отсутствуют. Существенно то, что эти различия оказывают, по-видимому, определенное влияние на распределение растений в популяции и особенности их распространения. Для *P. tubiflorus* и *O. sogdiana* характерно, таким образом, развитие нескольких (у первого вида иногда десятков) плодущих побегов из одного семени на корнях одного растения-хозяина, тогда как для *M. hummelii* и *O. kotschyi* — соотношение одно семя—одно растение (хотя на одном растении-хозяине из разных семян и могут развиваться несколько особей паразита).

Все отмеченные выше особенности могут, вероятно, оказывать специфическое влияние на некоторые стороны эволюции спорофита заразиховых. Они могут быть использованы (наряду с другими признаками) для выяснения некоторых, остающихся неразработанными вопросов таксономии и филогении семейства. Возможно, что признак более или менее подземного обитания побегов, свойственный ряду представителей семейства, таких как *Phacellanthus*, *Mannagetaea*, *Christisonia*, *Gleadovia*, *Platypholis* (Beck-Mannagetta, 1930; Новопокровский, Цвелев, 1958, а также наши полевые наблюдения и изучение гербарного материала) и связанные с этим изменения в строении их стеблей (данные об этом подготавливаются нами к публикации), может служить для разделения семейства заразиховых на два подсемейства. Это тем более вероятно, что как раз у растений с подземными стеблями и припочвенным расположением цветков встречается и особый тип соцветия: щитковидное или близ-

кое к нему (Beck-Mannagetta, 1930; Smith, 1933). Эти особенности являются характерными чертами родов заразиховых, обитающих в более или менее ограниченных районах Азии, и резко отличают их от родов, распространенных более широко или в других областях Старого и Нового Света.

Необходимость поиска новых критериев для таксономии сем. *Orobanchaceae* тем более возрастает, что систематическая ценность принятого в настоящее время деления семейства заразиховых на две группы: *Orobanchaceae bicarpellatae* и *Orobanchaceae tricarpellatae* (Beck-Mannagetta, 1930) становится все более сомнительной. Наряду с уже известными фактами варибельности числа карпелей у *Xylanche*, *Cistanche*, *Boschniakia*, *Kopsiopsis* (Beck-Mannagetta, 1930), *Orobanche lucorum* (Tiagi, Sankla, 1963) и *Phacellanthus tubiflorus* (Терехин, 1973), пример *M. hummelii* (рис. 1, А) показывает, что число плодолистиков, как и число плацент, у представителей семейства заразиховых далеко не всегда является стабильным признаком. По крайней мере не является признаком столь же устойчивым, как надземное или почти подземное существование сформированных побегов и связанная с этим форма соцветия.

Эмбриологические особенности *M. hummelii* в целом со всей очевидностью свидетельствуют о принадлежности этого растения к сем. *Orobanchaceae*. Об этом говорят и характер развития и строения семязачатков и зародышевого мешка, особенности строения пыльников и пыльцевых зерен, особенности эндосперма и эмбриогенеза, а также строение сформированного семени.

ЛИТЕРАТУРА

- Красноборов И. М. 1975. О роде *Mannagettaea* H. Smith (*Orobanchaceae*) в СССР. Нов. сист. высш. раст. 12.
- Никитичева З. И. 1971. Эмбриогенез некоторых паразитирующих видов из семейств *Scrophulariaceae* и *Orobanchaceae*. Бот. ж., 56, 1.
- Новопокровский И. В., Н. Н. Цвелев. 1958. Семейство *Orobanchaceae*. Флора СССР, 23.
- Терехин Э. С. 1966. Эмбриология *Orobanchaceae*. I. *Phelypaea coccinea* (М. В.) Poir. Бот. ж., 51, 11. — 1973. Эмбриология *Orobanchaceae*. II. К эмбриологии и экологии *Phacellanthus tubiflorus* S. et. Z. Бот. ж., 58, 12.
- Beck-Mannagetta G. B. 1890. Monographie der Gattung *Orobanche*. Bibl. Bot., 19: 1—275. — 1930. *Orobanchaceae*. — In: Das Pflanzenreich, Engler, 96.
- Juliano J. B. 1935. Anatomy and morphology of the Bunga, *Aeginetia indica* L. Philipp. J. Sci., 56.
- Smith H. 1933. Plantae Sinensis. XXVI. *Orobanchaceae*. Acta Horti Gothoburg., 8.
- Tiagi B. 1952. Studies in the family *Orobanchaceae*. II. A contribution to the embryology of *Aeginetia indica* L. Bull. Torrey bot. Club, 79, 1.
- Tiagi B., H. Sankla. 1963. A contribution to the embryology of *Orobanche lucorum*. Bot. Mag. (Tokyo), 76.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 6 VII 1978.

S U M M A R Y

The article describes embryology and some peculiarities of individual development of *Mannagettaea hummelii* H. Smith. All the major embryological characters of *M. hummelii* are similar to that of other representatives of the family *Orobanchaceae* studied. High variability of gynoeceum structure (number of carpels and placentae), as well as the original structure of seedcoat have been observed. Supposition is expressed, that it is possible to use some characters of sporophyte development and structure in the taxonomy of this family.

УДК 581.9 (235.222)

А. В. Галанин

ЭКОТОПОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ФЛОРЫ ХРЕБТА КУРКУРЕ (ВОСТОЧНЫЙ АЛТАЙ)

A. V. GALANIN. ECOTOPOLOGICAL STRUCTURE OF THE FLORA
OF KURKURE RANGE (EASTERN ALTAI)

Дается краткое описание растительности и анализ распределения видов флоры хребта Куркуре по группам ассоциаций, выделенным с учетом высотной поясности, положения участка в рельефе, характера растительности, субстрата и увлажнения. Для каждой группы ассоциаций определен набор встречающихся в ней видов и составлен флористический список. Совокупность всех списков проанализирована на предмет попарного сходства с помощью коэффициента Жаккара. Выявленная экотопологическая структура флоры использована для анализа эколого-ценотических ареалов отдельных видов.

Данная работа выполнена в плане ботанико-географических исследований, программа которых изложена нами ранее (Галанин и др., 1977), и представляет собой результат флористического сравнения групп ассоциаций одного из наименее изученных районов Восточного Алтая. В процессе двухлетних полевых работ было составлено свыше 500 геоботанических описаний однородных участков растительности и на основании их табличного анализа выделено 35 крупных групп ассоциаций. Методика составления флористических списков и расчета матриц их сходства описана в одной из работ (Галанин, 1977).

Хребет Куркуре расположен в центральной части Алтайского заповедника в пределах абсолютных высот от 1500 до 3111 м и имеет типичный альпийский рельеф. Основная часть перевалов лежит здесь на высоте 2600—2900 м над ур. м. В центральной части горный массив сильно изрезан висячими карами и троговыми долинами. Здесь много каровых озер; реки в центральной части хребта обрываются каскадами живописных водопадов и затем относительно спокойно текут по широким троговым долинам. Основанием хребта служит Чулышманское плоскогорье со спокойными очертаниями рельефа, поднятое на высоту 1500—2000 м над ур. м. Широко распространены многолетние снежники, образуется много наледей, которые стаивают лишь в конце августа. Современное оледенение отсутствует.

Массив сложен протерозойскими кристаллическими сланцами, песчаниками, как правило, хлоритизированными, превращенными местами в кварцево-хлоритовые и кварцево-биотитовые сланцы (Ефимцев, 1961). Встречающиеся здесь интрузии представлены светло-серыми биотитовыми средне- и крупнозернистыми гранитами.

Во второй половине плейстоцена Восточный Алтай, в том числе и хребет Куркуре, был покрыт мощным ледником; лишь отдельные вершины и гребни, свободные ото льда, могли служить рефугиумами для растений (Ефимцев, 1961). Таким образом, современный растительный покров района сформировался в конце плейстоцена по мере стаивания ледника.

Климат хребта Куркуре суровый высокогорный, с коротким вегетационным периодом (3—4 месяца в субальпийском поясе и 2—3 месяца

в альпийском). В течение года выпадает около 1000 мм осадков, средняя температура июля в субальпийском поясе составляет 9—11,¹ средняя температура января — около —40°С.

Основная часть хребта лежит выше границы леса, которая проходит здесь на высоте 1800—2000 м над ур. м. Основными лесообразующими породами являются лиственница сибирская и кедр сибирский. Ель сибирская встречается в качестве примеси по долинам рек, пихта сибирская встречается крайне редко, только на северном макросклоне хребта со стороны р. Чульчи. Все четыре вида поднимаются в субальпийский пояс и представлены здесь низкорослыми особями, часто с «юбочной» формой роста.

Древостой бывают чистыми, но в основном они смешанные и состоят из лиственницы и кедра. В нижней и средней частях лесного пояса чаще встречаются лиственничники, в верхней — кедровники. Интересно, что в верхней части лесного пояса кедровые леса более обычны на скелетных почвах на скалистых и каменистых склонах, в то время как лиственничники приурочены к заболоченным седловинам и пологим склонам. Состав травяно-кустарничкового яруса сильно зависит от особенностей экотопа. Неоднородность растительного покрова, выраженная ценотически, вполне соизмерима здесь с неоднородностью эдафической. Однако преобладание в горах мелкорасчлененных ценотических комплексов не означает все же отсутствия больших по площади участков с более или менее однородным сложением. Наличие однородных, сходных между собой участков позволяет при описании растительного покрова использовать типологический подход.

На основании анализа изменения растительности на четырех высотных профилях, заложенных в разных частях хребта, нами выделены следующие высотные пояса: субальпийский — до высоты 2300 м, альпийский — с 2300 до 2700 м и субнивальный — выше 2700 м над ур. м. Типизация растительности производилась дифференцированно по поясам. Ниже приводится перечень групп ассоциаций, отмечается их местоположение, перечисляются наиболее характерные виды растений.

1. Кедровники мохово-лишайниковые кустарниковые на пологих склонах на высоте 1600—1900 м. Обычно встречаются на склонах северной экспозиции. Здесь наиболее обычны *Pinus sibirica*,² *Vaccinium myrtillus*, *Lonicera altaica*, *Calamagrostis obtusata*, *Festuca ovina* s. l., *Carex sabynensis*, *Betula rotundifolia*, *Aegopodium alpestre*, *Hedysarum austrosibiricum*, *Luzula sibirica*, *Linnaea borealis*. Всего здесь зарегистрировано 30 видов высших сосудистых растений.

2. Лиственничники бадановые на скалистых склонах северной экспозиции. Встречаются на высоте 1500—1800 м. Здесь отмечены *Larix sibirica*, *Pinus sibirica*, *Juniperus sibirica*, *Empetrum nigrum*, *Pyrola rotundifolia*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Bergenia crassifolia*, *Viola altaica*, *Poa sibirica*, *Linnaea borealis*, *Anthoxanthum odoratum*. Всего — 29 видов.

3. Кедровники бадановые на крутых скалистых склонах на высоте 1800—2100 м. Часто образуют верхнюю границу леса. Характерны следующие растения: *Pinus sibirica*, *Larix sibirica*, *Juniperus sibirica*, *Calamagrostis obtusata*, *Betula rotundifolia*, *Bergenia crassifolia*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Linnaea borealis*, *Lonicera altaica*, *Geranium albi-florum*, *Luzula sibirica*, *Carex sabynensis*, *Woodsia ilvensis*, *Poa sibirica*. Всего здесь 44 вида.

4. Лиственничники травяно-кустарниковые на южных склонах средней крутизны, на высоте 1600—2000 м. Наиболее обычны *Larix sibirica*, *Pinus sibirica*, *Juniperus sibirica*, *Calamagrostis obtusata*, *Poa sibirica*, *Festuca sphagnicola*, *Luzula sibirica*, *Veratrum lobelianum*, *Cerastium pauci-*

¹ В литературе сведения о климате высокогорий Восточного Алтая отсутствуют. Здесь приводятся данные, полученные Л. В. Мариной летом 1977 г. в западной части хребта.

² Латинские названия растений приводятся по «Флоре Западной Сибири», тт. 1—11 (П. Н. Крылов, 1927—1949).

florum, *Betula rotundifolia*, *Trollius asiaticus*, *Hedysarum austrosibiricum*, *Swertia obtusa*, *Aegopodium alpestre*, *Polygonum bistorta*. Всего — 62 вида.

5. Лиственничники субальпийские разнотравные. Встречаются на относительно крутых склонах южной экспозиции, на высоте 1800—2100 м, идут до верхней границы леса и островами заходят в нижнюю часть субальпийского пояса. Основными видами являются *Larix sibirica*, *Juniperus sibirica*, *Calamagrostis obtusata*, *Poa ochotensis* s. l., *P. sibirica*, *Carex saby-nensis*, *Luzula sibirica*, *Polygonum bistorta*, *Cerastium pauciflorum*, *Dianthus superbus*, *Hedysarum austrosibiricum*, *Geranium albiflorum*, *Aegopodium alpestre*, *Polemonium coeruleum*, *Galium boreale*, *Campanula rotundifolia*. Всего — 67 видов.

6. Кедровники разнотравные на крутых склонах южной экспозиции в верхней части лесного пояса, на высоте 1800—2200 м. Часто образуют верхнюю границу леса. Наиболее характерны *Pinus sibirica*, *Larix sibirica*, *Juniperus sibirica*, *Anthoxanthum odoratum*, *Calamagrostis obtusata*, *Poa sibirica*, *Festuca sphagnicola*, *Carex macroura*, *Veratrum lobelianum*, *Lilium martagon*, *Erytronium sibiricum*, *Iris ruthenica*, *Betula rotundifolia*, *Polygonum undulatum*, *P. bistorta*, *Cotoneaster uniflora*. Всего — 87 видов.

7. Кедровники ерниковые. Широко распространены в верхней части лесного пояса и нижней части субальпийского на высоте 1800—2100 м. Занимают пологие склоны, чаще северной экспозиции. Здесь встречаются *Pinus sibirica*, *Larix sibirica*, *Juniperus sibirica*, *J. pseudosabina*, *Calamagrostis obtusata*, *C. lapponica*, *Carex perfusca*, *C. ledebouriana*, *C. saby-nensis*, *Betula rotundifolia*, *Polygonum viviparum*, *Lonicera altaica*. Всего — 28 видов.

8. Лиственничники ерниково-мохово-лишайниковые. Встречаются в депрессиях на пологих склонах северной экспозиции на высоте 1800—2000 м. Наиболее характерны *Larix sibirica*, *Pinus sibirica*, *Calamagrostis* cf. *pavlovii*, *C. langsdorffii*, *Deschampsia caespitosa*, *Festuca sphagnicola*, *Luzula sibirica*, *Veratrum lobelianum*, *Betula rotundifolia*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Lonicera altaica*, *Carex saby-nensis*, *Geranium albiflorum*. Всего — 41 вид.

9. Субальпийские высокотравные луга. Довольно широко распространены на высоте 1900—2250 м. Как правило, приурочены к депрессиям на южных склонах. Отличаются богатством видового состава. Наиболее характерны *Carex perfusca*, *Anthoxanthum odoratum*, *Poa sibirica*, *Solidago virgaurea*, *Bupleurum aureum*, *Geranium albiflorum*, *Dianthus superbus*, *Geranium sepudosibiricum*, *Rhaponticum cartamoides*, *Cerastium ledebourianum*, *Hedysarum austrosibiricum*, *Polygonum bistorta*, *P. undulatum*, *Saussurea latifolia*, *Trollius asiaticus*, *Rumex acetosa*, *Aquilegia glandulosa*, *Dracocephalum grandiflorum*. Всего зарегистрировано 122 вида.

10. Субальпийские луга с элементами остепнения. Встречаются также на высоте 1900—2250 м; приурочены к крутым и сухим склонам южной экспозиции. Чаще встречаются в западной части хребта. Наиболее обычны *Helictotrichon pubescens*, *Ptilagrostis mongholica*, *Helictotrichon desertorum*, *Festuca ovina* s. l., *Myosotis suaveolens*, *Dracocephalum grandiflorum*, *Pachypleurum alpinum*, *Aegopodium alpestre*, *Polygonum undulatum*, *Bupleurum aureum*, *Lomatogonium corinthiacum*, *Dianthus superbus*. Всего здесь отмечено 109 видов.

11. Ерники из березки приземистой. Встречаются вдоль ручьев, по ложбинам в верхней части лесного пояса на высоте 1800—1900 м. Здесь наиболее характерны *Betula humilis*, *Pentaphylloides fruticosa*, *Juniperus sibirica*, *Spiraea media*, *Deschampsia caespitosa*, *Calamagrostis obtusata*, *Festuca ovina* s. l., *Carex saby-nensis*, *Peucedanum salinum*, *Aegopodium alpestre*, *Lamium album*, *Polemonium coeruleum*, *Cirsium heterophyllum*. Всего зарегистрирован 21 вид.

12. Ерники моховые из березки круглолистной. Очень широко распространены в субальпийском поясе на высоте 2000—2200 м. Приурочены к пологим склонам северной экспозиции. Наиболее часто здесь встречаются *Carex perfusca*, *Anthoxanthum odoratum*, *Luzula sibirica*, *Polygonum*

bistorta, *P. viviparum*, *Cerastium pauciflorum*, *Trollius asiaticus*, *Aquilegia glandulosa*, *Schultzia crinita*, *Salix krylovii*. Всего — 40 видов.

13. Ерники мохово-лишайниковые из березки круглолистной. Также очень часто встречаются в субальпийском поясе, но на более крутых склонах северной экспозиции. Более обычен этот тип на северном макросклоне хребта со стороны р. Чульчи. Ерники здесь имеют своеобразную «подстриженную» форму, что связано с вымерзанием не укрытых снегом побегов. Здесь встречаются *Betula rotundifolia*, *Juniperus sibirica*, *Lonicera altaica*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *V. uliginosum*, *Anthoxanthum odoratum*, *Carex perfusca*, *C. stenocarpa*, *C. sabynensis*, *Luzula sibirica*, *Bergenia crassifolia*. Всего — 52 вида.

14. Ерники разнотравные. Распространены на больших площадях на южных склонах, чаще встречаются в ложбинах стока и вдоль ручьев. Наиболее характерны *Betula rotundifolia*, *Salix glauca*, *S. rectijulis*, *S. krylovii*, *S. saposhnikovii*, *Pentaphylloides fruticosa*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Trisetum altaicum*, *Anthoxanthum odoratum*, *Poa sibirica*, *Festuca ovina* s. l., *Calamagrostis langsdorffii*, *Luzula sibirica*, *Carex perfusca*, *C. sabynensis*, *Cerastium ledebourianum*, *Polygonum bistorta*, *Saussurea latifolia*, *Trollius asiaticus*, *Rumex acetosa*. Всего зарегистрировано 132 вида.

15. Пойменные кустарники. Встречаются в субальпийском поясе на высоте 1800—2250 м в поймах рек и крупных ручьев. Здесь обычны *Salix glauca*, *S. hastata*, *S. saposhnikovii*, *S. rectijulis*, *S. krylovii*, *Betula rotundifolia*, *Pentaphylloides fruticosa*, *Spiraea alpina*, *Poa sibirica*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Festuca ovina* s. l., *Deschampsia caespitosa*, *Luzula sibirica*, *Carex perfusca*, *C. eleusinoides*, *C. media*, *C. ensifolia*, *Veratrum lobelianum*, *Archangelica decurrens*, *Rumex acetosa*, *Geranium albiflorum*, *Trollius asiaticus*, *Schultzia crinita*, *Swertia obtusa*, *Caltha palustris*, *Rhodiola rosea*, *Ligularia sibirica*, *Cerastium ledebourianum*. Всего — 152 вида.

16. Кустарниково-разнотравно-моховые группировки приозерных террас. Встречаются на низких приозерных террасах на дне троговых долин на высоте 1800—2100 м. Наиболее обычны *Betula rotundifolia*, *Pentaphylloides fruticosa*, *Salix glauca*, *S. saposhnikovii*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Luzula sibirica*, *Carex ensifolia* s. l., *C. perfusca*, *C. sabynensis*, *C. media*, *C. caespitosa*, *Stellaria palustris*, *Polygonum viviparum*, *Equisetum arvense*, *Rhodiola rosea*, *Swertia obtusa*, *Peucedanum salinum*, *Parnassia palustris*, *Schultzia crinita*, *Caltha palustris*, *Trollius asiaticus*, *Pedicularis uncinata*, *Rumex acetosa*. Всего отмечено 84 вида.

17. Кустарниковые заросли на курумниках в субальпийском поясе. Встречаются в нижней части крутых скалистых склонов на выположенных участках каменных россыпей. Видовое разнообразие растений этих местобитаний чрезвычайно велико. Наиболее обычны и характерны *Lonicera altaica*, *Berberis sibirica*, *Ribes graveolens*, *R. altissimum*, *Rosa oxyacantha*, *Juniperus sibirica*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Anthoxanthum odoratum*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Poa sibirica*, *P. ochotensis* s. l., *Rheum altaicum*, *Polygonum bistorta*, *Carex stenocarpa*, *C. perfusca*, *C. sabynensis*, *Stellaria longipes*, *Aegopodium alpestre*, *Archangelica decurrens*, *Viola biflora*, *Cortusa altaica*, *Aquilegia borodinii*, *Hedysarum austrosibiricum*, *Diphysium alpinum*, *Huperzia selago*, *Rhodiola rosea*, *Polygala hybrida*. Всего — 159 видов.

18. Растительность скал субальпийского пояса. Наиболее часто встречаются *Berberis sibirica*, *Juniperus pseudosabina*, *J. sibirica*, *Lonicera altaica*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Cotoneaster uniflora*, *Anthoxanthum odoratum*, *Festuca ovina* s. l., *Poa ochotensis* s. l., *Carex ledebouriana*, *C. stenocarpa*, *Gymnocarpium robertianum*, *Woodsia ilvensis*, *Cystopteris fragilis*, *Bergenia crassifolia*, *Viola rupestris*, *V. biflora*, *Campanula rotundifolia*, *Senecio octoglossus*, *Sedum ewersii*, *Allium titthocephalum*, *Saxifraga melaleuca*. Всего — 96 видов.

19. Прискальные заросли субальпийского пояса. Встречаются на склонах южной экспозиции под скалами. Как правило, это прогреваемые и увлажненные участки с хорошо гумусированной почвой. Основными видами являются *Ribes graveolens*, *Rosa oxyacantha*, *Juniperus pseudosabina*,

J. sibirica, *Spiraea media*, *Berberis sibirica*, *Cotoneaster uniflora*, *Lonicera hispida*, *Poa ochotensis* s. l., *Carex stenocarpa*, *Woodsia ilvensis*, *Polygala hybrida*, *Gastrolychnis apetalum*, *Thesium repens*, *Moehringia umbrosa*, *Gypsophila sericea*, *Pseudostellaria* sp., *Archangelica decurrens*. Всего — 153 вида.

20. Кустарники на днищах каров в альпийском поясе. Встречаются на высоте 2200—2400 м. Наиболее обычны *Betula rotundifolia*, *Salix glauca*, *S. rectijulis*, *S. turczaninowii*, *Trisetum altaicum*, *Anthoxanthum odoratum*, *Festuca ovina* s. l., *Carex perfusca*, *C. stenocarpa*, *C. sabynensis*, *Trollius asiaticus*, *Aquilegia glandulosa*, *Polygonum bistorta*, *P. viviparum*, *Hedysarum austrosibiricum*, *Schultzia crinita*, *Gentiana algida*, *Cerastium cerastoides*, *Geranium albiflorum*. Всего — 58 видов.

21. Ерниковые травяно-лишайниковые тундры альпийского пояса. Встречаются в нижней части альпийского пояса на сухих щебнистых склонах и выпуклых участках нагорных террас на высоте 2300—2500 м. Здесь обычны *Betula rotundifolia*, *Empetrum nigrum*, *Salix glauca*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Juniperus sibirica*, *J. pseudosabina*, *Hierochloë alpina*, *Luzula sibirica*, *Carex perfusca*, *C. ledebouriana*, *C. stenocarpa*, *Kobresia myosuroides*, *Antennaria dioica*, *Solidago virgaurea*, *Dracocephalum grandiflorum*. Всего зарегистрировано 80 видов.

22. Ивники альпийского пояса. Встречаются в поймах ручьев, протекающих по дну каров. Наиболее характерны *Salix glauca*, *S. rectijulis*, *S. vestita*, *Hierochloë alpina*, *Carex tripartita*, *C. stenocarpa*, *Eriophorum polystachyon*, *Juncus triglumis*, *Caltha palustris*, *Trollius asiaticus*, *Rhodiola rosea*, *Rh. algida*, *Geranium albiflorum*, *Cerastium cerastoides*, *Stellaria umbellata*, *Schultzia crinita*, *Primula nivalis*, *Swertia obtusa*, *Potentilla gelida*, *Saxifraga melaleuca*, *Gentiana algida*. Всего — 50 видов.

23. Ерниково-дриадовые мохово-лишайниковые тундры на сухих щебнистых террасах и пологих склонах в нижней части альпийского пояса на высоте 2200—2400 м. Более обычны на северном макросклоне хребта. Здесь встречаются *Betula rotundifolia*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Dryas oxyodontha*, *Hierochloë alpina*, *Festuca ovina* s. l., *Carex stenocarpa*, *Polygonum bistorta*, *Gentiana grandiflora*, *Oxytropis alpina*, *Hedysarum austrosibiricum*, *Crepis chrysantha*, *Callianthemum angustifolium*, *Patrinia sibirica*, *Schultzia crinita*, *Libanotis monstrosa*, *Luzula confusa*. Всего — 79 видов.

24. Дриадово-разнотравные тундры. Встречаются на сухих щебнистых участках на склонах южной экспозиции на всем протяжении альпийского пояса до высоты 2650 м. Наиболее характерны *Dryas oxyodontha*, *Salix berberifolia*, *S. turczaninowii*, *Hierochloë alpina*, *Carex stenocarpa*, *Luzula spicata*, *L. confusa*, *Huperzia selago*, *Viola altaica*, *Potentilla gelida*, *Cardamine bellidifolia*, *Lloydia serotina*, *Saussurea alpina*, *Rhodiola quadrifida*, *Claytonia joanneana*. Всего отмечено 89 видов.

25. Шикшиевы тундры. Встречаются на щебнистых склонах северной экспозиции в нижней части альпийского пояса на высоте 2200—2400 м. Здесь отмечены *Empetrum nigrum*, *Betula rotundifolia*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Salix berberifolia*, *Hierochloë alpina*, *Carex ledebouriana*, *C. stenocarpa*, *Huperzia selago*, *Polygonum bistorta*, *Campanula rotundifolia*. Всего — 45 видов.

26. Альпийско-субальпийские луга. Встречаются в верхней части субальпийского и нижней части альпийского поясов на высоте 2150—2400 м на днищах каров и троговых долин. Наиболее характерны *Salix rectijulis*, *S. turczaninowii*, *Festuca ovina* s. l., *Trisetum altaicum*, *Poa sibirica*, *Carex stenocarpa*, *C. perfusca*, *Luzula sibirica*, *Swertia obtusa*, *Allium schoenoprasum*, *Veratrum lobelianum*, *Sibbaldia procumbens*, *Saxifraga punctata*, *Crepis latifolia*, *Taraxacum glabrum*, *Doronicum altaicum*, *Oxytropis alpina*, *Geranium albiflorum*, *Rumex acetosa*, *Veronica densiflora*, *Libanotis monstrosa*, *Gentiana grandiflora*, *Cerastium cerastoides*, *Minuartia biflora*, *Primula nivalis*, *Pedicularis oederi*, *P. capitata*, *P. amoena*, *Ranunculus altaicus*, *Caltha palustris*, *Lagotis integrifolia*. Всего зарегистрировано 119 видов.

27. Осоково-пушицевые луга альпийского пояса. Встречаются на дне каров и троговых долин в переувлажненных местах на высоте 2200—2400 м.

Наиболее обычны *Salix rectijulis*, *Anthoxanthum odoratum*, *Carex stenocarpa*, *C. melanantha*, *C. perfusca*, *C. eleusinoides*, *C. sabynensis*, *C. ensifolia* s. l., *C. tripartita*, *Luzula sibirica*, *Deschampsia koelerioides*, *Eriophorum polystachyon*, *E. humile*, *Polygonum viviparum*, *Saxifraga melaleuca*, *Caltha palustris*, *Cerastium cerastoides*, *Libanotis monstrosa*, *Schultzia crinita*, *Pedicularis oederi*. Всего — 110 видов.

28. Приручевые альпийские луга. Расположены вдоль ручьев и рек на дне каров и троговых долин на высоте 2300—2500 м. Наиболее часто встречаются *Salix rectijulis*, *S. turczaninovii*, *Trisetum altaicum*, *Deschampsia koelerioides*, *Carex stenocarpa*, *C. tripartita*, *C. perfusca*, *Eriophorum polystachyon*, *E. humile*, *E. scheuchzeri*, *Luzula sibirica*, *Cerastium cerastoides*, *Polygonum viviparum*, *P. bistorta*, *Taraxacum glabrum*, *Trollius asiaticus*, *Ranunculus altaicus*, *Caltha palustris*, *Aquilegia glandulosa*, *Geranium sibiricum*, *Saxifraga melaleuca*, *S. punctata*, *Gentiana glauca*. Всего отмечено 94 вида.

29. Мохово-осоковые болота. Распространены в верхней части субальпийского пояса и нижней части альпийского на высоте 2150—2400 м в поймах рек и ручьев на дне троговых долин и каров. Здесь обычны *Betula rotundifolia*, *Pentaphylloides fruticosa*, *Salix rectijulis*, *Carex media*, *C. loliacea*, *C. irrigua*, *C. mollissima*, *Luzula sibirica*, *Epilobium palustris*, *Comarum palustre*, *Galium uliginosum*, *Oxycoccus microcarpus*, *Vaccinium uliginosum*, *Polygonum viviparum*, *Trichophorum caespitosum*, *Parnassia palustris*, *Eriophorum polystachyon*, *E. humile*. Всего — 57 видов.

30. Эуτροφные осоковые тундры. Изредка встречаются в нижней части альпийского пояса на высоте 2300—2400 м на сырых шлейфах склонов. Здесь растут *Luzula sibirica*, *Juncus triceps*, *J. triglumis*, *J. filiformis*, *Carex stenocarpa*, *C. ensifolia* s. l., *C. melanocephala*, *C. irrigua*, *C. atrofusca*, *C. redowskiana*, *Kobresia sibirica*, *Eriophorum polystachyon*, *E. humile*, *E. brachyantherum*, *Polygonum viviparum*, *Allium schoenoprasum*, *Primula nivalis*, *Minuartia arctica*, *M. biflora*, *Rhodiola rosea*. Всего отмечено 48 видов.

31. Прискальные лужайки альпийского пояса. Развита на участках под скалами на высоте 2400—2600 м. Наиболее часты *Ribes graveolens*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Juniperus pseudosabina*, *Hierochloë alpina*, *Poa ochotensis*, *Carex stenocarpa*, *Luzula spicata*, *Hyperzia selago*, *Cystopteris fragilis*, *Woodsia ilvensis*, *Polygonum bistorta*, *Taraxacum glabrum*, *Papaver canescens*, *Trifolium eximium*. Всего — 135 видов.

32. Фрагментарные альпийские лужайки на крутых стенках каров в альпийском поясе. Распространены на высоте 2500—2800 м и представляют собой пятна растительности на щебнистых осыпях. Здесь встречаются *Salix berberifolia*, *S. turczaninovii*, *Hierochloë alpina*, *Paracolpodium altaicum*, *Poa smirnovii*, *Trisetum altaicum*, *T. spicatum*, *Carex stenocarpa*, *Luzula spicata*, *L. sibirica*, *L. confusa*, *Lloydia serotina*, *Rhodiola algida*, *Rh. quadrifida*, *Oxyria digyna*, *Claytonia joanneana*, *Macropodium nivale*, *Veronica densiflora*, *Trifolium eximium*, *Cardamine bellidifolia*, *Saxifraga melaleuca*, *S. sibirica*, *S. terekensis*. Всего — 114 видов.

33. Низкотравные альпийские луга. Отмечены на высоте 2300—2500 м по днищам каров, седловинам, на пологих склонах. Приурочены к щебнистым участкам с большим содержанием мелкозема. Здесь встречаются *Salix turczaninovii*, *Hierochloë alpina*, *Trisetum altaicum*, *Paracolpodium altaicum*, *Carex tripartita*, *C. stenocarpa*, *Luzula sibirica*, *Diphysium alpinum*, *Solidago virgaurea*, *Pedicularis oederi*, *Gentiana grandiflora*, *G. algida*, *Viola altaica*, *Potentilla gelida*. Всего — 102 вида.

34. Куртинная растительность субниваального пояса. Встречается на высоте 2700—3000 м на гребнях, отдельных вершинах и пиках. Здесь обычны *Salix berberifolia*, *S. turczaninovii*, *Festuca ovina* s. l., *Poa alpina*, *Trisetum spicatum*, *Poa smirnovii*, *Luzula confusa*, *Hierochloë alpina*, *Luzula spicata*, *Carex stenocarpa*, *C. rupestris*, *Kobresia myosuroides*, *Eritrichium villosum*, *Minuartia verna*, *M. arctica*, *M. biflora*, *Claytonia joanneana*, *Polygonum bistorta*, *Lloydia serotina*, *Cerastium lithospermifolium*, *Cardamine*

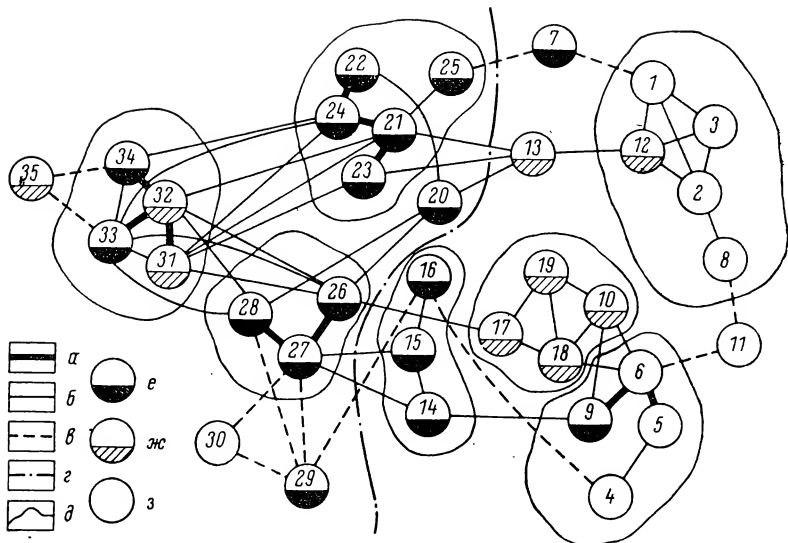


Рис. 1. Граф флористического сходства групп ассоциаций района хребта Куркуре. Флористическая структура растительного покрова. Эколого-ценотический ареал *Schultzia crinita*.

Здесь и на рис. 2 и 3: α — сходство между группами ассоциаций более 50%, б — сходство более 40 и менее 50%; в — более 30 и менее 40%; г — граница между субальпийским и альпийским поясами, д — граница между классами ассоциаций, е — вид в данной группе ассоциаций встречается регулярно при значительном обилии, жс — вид встречается в группе ассоциаций не регулярно при сниженном обилии и находится здесь на пределе своей толерантности, з — вид в данной группе ассоциаций отсутствует.

Расшифровка номеров групп ассоциаций и их характеристика даны в тексте.

béllidifolia, *Oxytropis alpina*, *Potentilla nivea*, *P. gelida*, *Rhodiola quadrifida*, *Sibbaldia procumbens*, *Driadanthe tetrandra*, *Draba oreades*, *Saxifraga oppositifolia*, *S. cernua*, *Stellaria umbellata*. Всего зарегистрировано 74 вида.

35. Нивальные куртинные лужайки альпийского пояса. Располагаются возле многолетних снежников на высоте 2500—2700 м. Видовой состав обеднен в связи с очень коротким вегетационным периодом, который длится едва больше месяца. Здесь встречаются *Salix turczaninowii*, *Paracolpodium altaicum*, *Poa smirnovii*, *Trisetum altaicum*, *Hierochloë alpina*, *Carex perfusca*, *C. tripartita*, *Luzula confusa*, *L. sibirica*, *Schultzia crinita*, *Saxifraga melaleuca*, *S. sibirica*, *Stellaria umbellata*, *Lagotis integrifolia*, *Primula nivalis*. Всего отмечено 33 вида.

Перечисленными группами ассоциаций характеризуется все основное разнообразие растительного покрова района хребта Куркуре. Мы считаем, что в своей совокупности виды локальной флоры, распределяясь в пределах ландшафтного района, образуют определенный «рисунок» растительного покрова. Этот рисунок может быть назван экотопологической структурой локальной флоры, или флористической структурой растительного покрова ландшафтного района (Галанин, Васильева, 1976).

В известном приближении сходство—различие между группами ассоциаций может быть рассчитано по числу видов, общих между этими группами. В качестве меры сходства нами выбран индекс Жаккара. На основе матрицы попарного флористического сходства групп ассоциаций построен граф (рис. 1). На графе группы ассоциаций обозначены кружками с соответствующими номерами. Толщина линий соответствует уровням сходства. Наиболее сходные группы ассоциаций расположены ближе друг к другу настолько, насколько позволяют возможности двумерной ординации на плоскости. Полученный граф рассматривается как модель экотопологической структуры флоры.

Анализ структуры позволяет объединить группы ассоциаций в классы. Всего выделяется 14 классов: луга, травянистые леса и редколесья субальпийского пояса (№№ 4—6, 9), травянистая растительность скал субальпийского пояса (№№ 10, 17—19), пойменные кустарники субальпий-

ского пояса (№№ 14—16), ерники из березки приземистой (№ 11), ерниковые и бадановые редколесья (№№ 1—3, 8, 12), кедрачи ерниковые (№ 7), ерники мохово-лишайниковые субальпийского пояса (№ 13), кустарнички на дне каров в альпийском поясе (№ 20), тундры альпийского пояса (№№ 21—25), альпийские луга (№№ 26—28), мохово-осоковые болота (№ 29), осоковые эутрофные болота (№ 30), куртинная растительность альпийского и субнивального поясов (№№ 31—34), нивальные лужайки альпийского пояса (№ 35).

Примечательно, что в субальпийском поясе выделяются два ряда растительности: ерниковый (№№ 1—3, 8, 12, 13, 17) и разнотравный (№№ 4—6, 9, 10, 14—19). В альпийском поясе этим рядам соответствуют тундры альпийского пояса и альпийские луга. Отсутствие высокого флористического сходства между сообществами, относящимися к разным рядам, свидетельствует о наличии во флоре двух эколого-ценотических комплексов лугового и ерникового типа, сформировавшихся в основном независимо друг от друга. В современных условиях Восточного Алтая эти комплексы оказались совмещенными географически, но разобщенными экологически. Будучи заселены видами — представителями разных эколого-ценотических комплексов, местообитания, различающиеся незначительно эдафически, биотически различаются значительно сильнее. Эдафические различия типов местообитаний усиливаются, как бы «подчеркиваются» в растительном покрове, и мы вправе ожидать наличия относительной дискретности в местах контакта ерников и лугов.

Экотопологическая структура флоры позволяет проанализировать явление высотной поясности. Несколько неожиданным является то, что различия в наборах видов групп ассоциаций, связанные с увеличением высоты над уровнем моря, оказались не выше различий, обусловленных эдафически. Так, луговой и ерниковый ряды сообществ субальпийского пояса между собой имеют меньшее сходство, чем сходство лугового ряда субальпийского пояса с лугами альпийского пояса, или ерникового ряда субальпийского пояса с тундрами альпийского пояса. Вообще изменение флористического набора растительных сообществ с высотой происходит непрерывно. Дискретность в высотной поясности хребта Куркуре нами не обнаружена. Вероятно, явление высотной поясности следует рассматривать не только в целом для всего природного комплекса района, но и применительно к отдельным компонентам ландшафта.

Если в субальпийском поясе ерниковый и луговой ряды растительности во флористическом отношении разобщены четко, то в альпийском поясе луга и тундры флористически обособлены слабее (имеют много общих видов) и образуют единый альпийский комплекс растительности, состоящий из трех классов: тундрового, лугового и высокоальпийского. С высотой степень флористической дискретности растительного покрова заметно снижается.

На основании анализа распределения отдельных видов по типам местообитаний, классам и рядам растительности можно установить несколько типов эколого-ценотических ареалов видов растений флоры хребта Куркуре.

Верхнеальпийские виды. Встречаются в субнивальном и верхней части альпийского поясов. В эпоху оледенения, вероятно, сохранялись на отдельных гребнях и вершинах в пределах хребта Куркуре выше ледника. На рис. 2 и 3 изображен эколого-ценотический ареал двух характерных видов этой группы: *Driadanthe tetrandra* и *Poa smirnovii*. Ареал мятлика обширнее, чем ареал дриаданте, он больше простирается в луговой ряд, чем в тундровый. При известной эколого-ценотической индивидуальности и различной широте эколого-ценотической амплитуды оба вида находят оптимум в одном и том же классе ассоциаций.

Виды преимущественно альпийских лугов. Встречаются в составе альпийских лугов, реже заходят в субальпийские луга и тундры, но экологический оптимум находят на альпийских лугах. На рис. 4 изображен эколого-ценотический ареал одного из видов этой

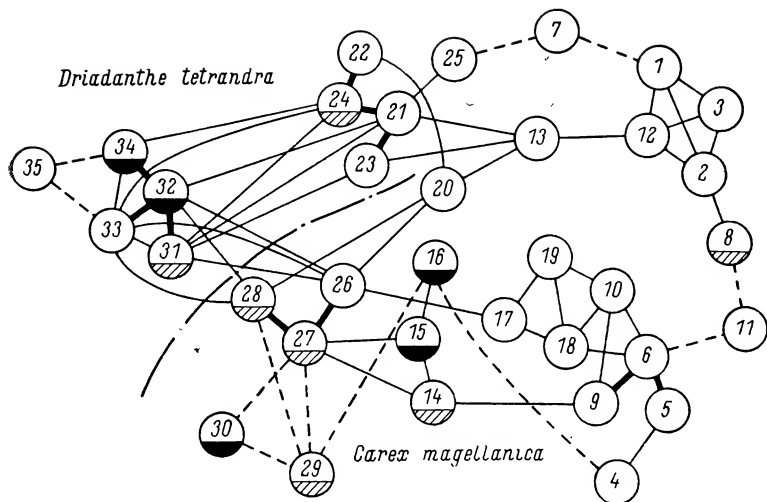


Рис. 2. Эколого-ценотические ареалы: *Driadanthë tetrandra* (группы ассоциаций №№ 31, 32, 34, 24) и *Carex magellanica*.

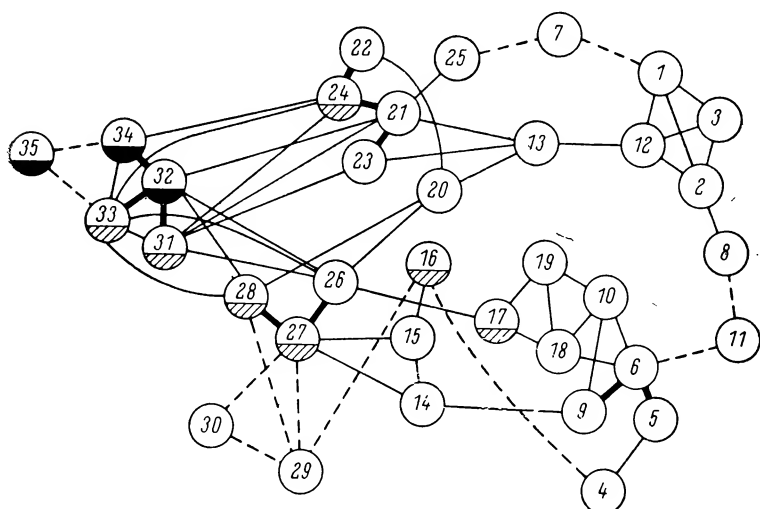


Рис. 3. Эколого-ценотический ареал *Poa smirnovii*.

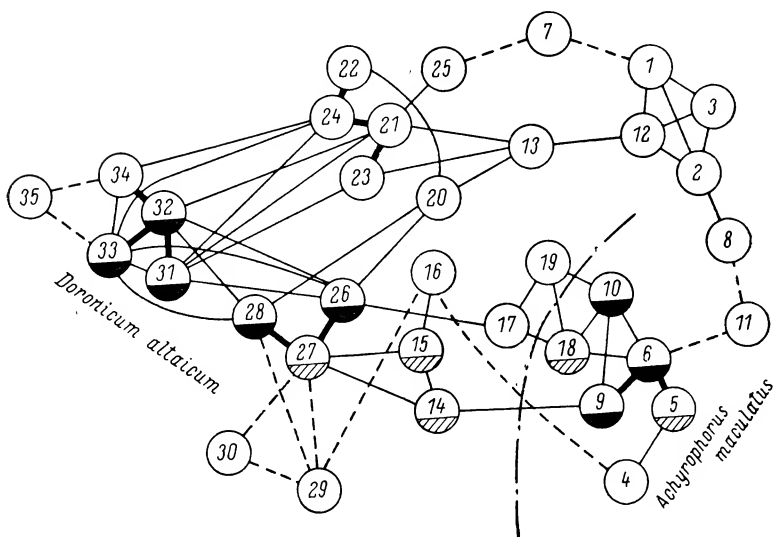


Рис. 4. Эколого-ценотический ареал *Achyrophorus maculatus* (группы ассоциаций: №№ 5, 6, 9, 10, 18) и *Doronicum altaicum*.

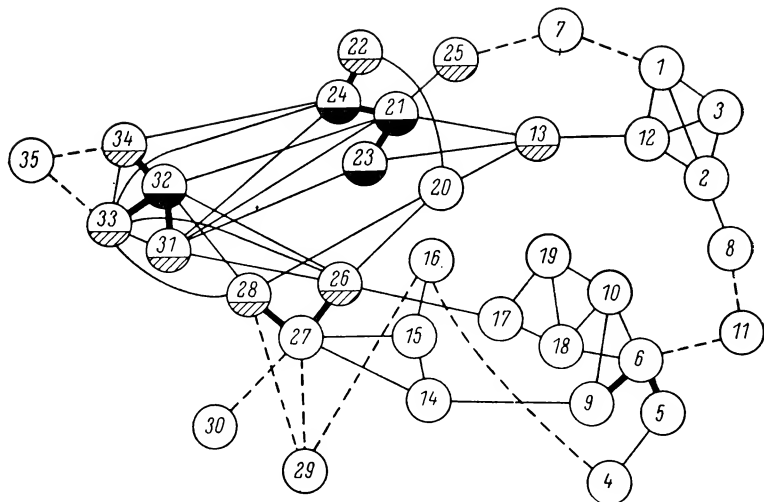


Рис. 5. Эколого-ценотический ареал *Dryas oxyodontha*.

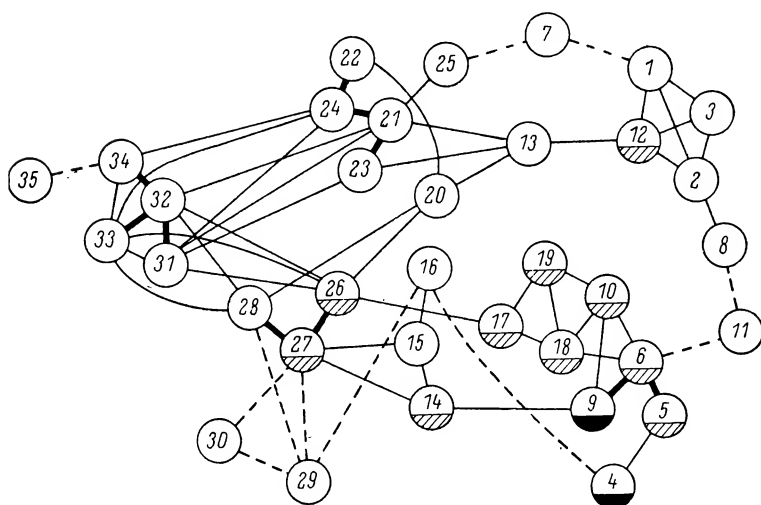


Рис. 6. Эколого-ценотический ареал *Raponticum cartamoides*.

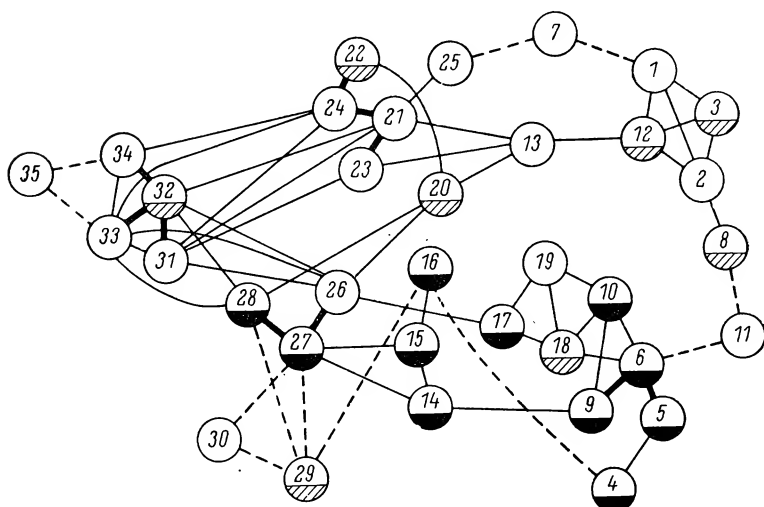


Рис. 7. Эколого-ценотический ареал *Geranium albiflorum*.

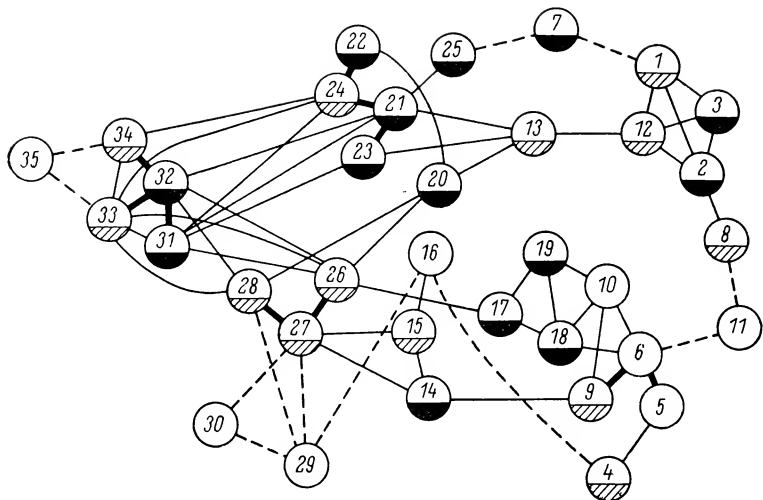


Рис. 8. Эколого-ценотический ареал *Bergenia crassifolia*.

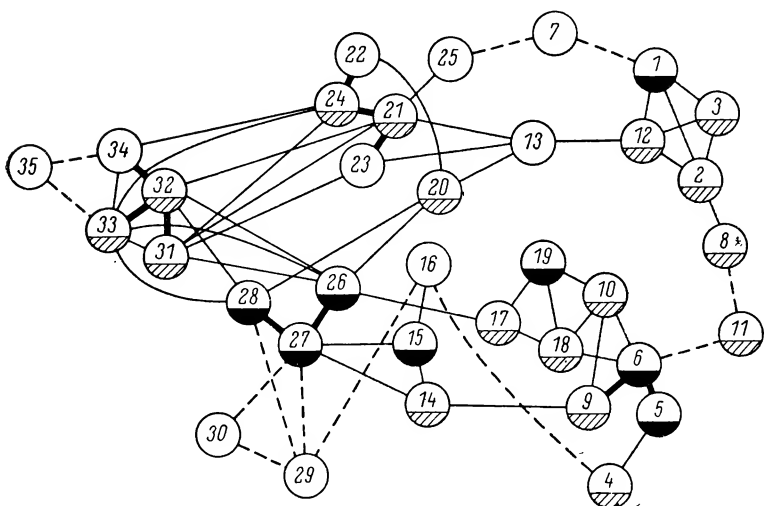


Рис. 9. Эколого-ценотический ареал *Aegoropodium alpestre*.

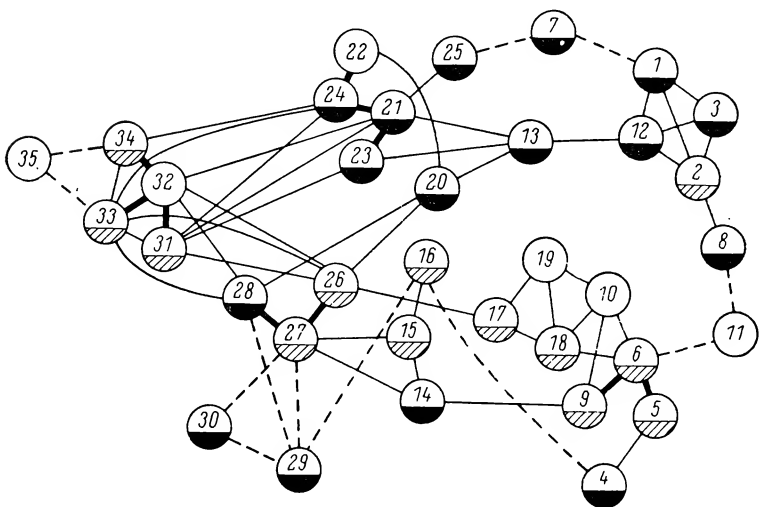


Рис. 10. Эколого-ценотический ареал *Betula rotundifolia*.

группы — *Doronicum altaicum*. В эпоху оледенения виды этой группы также могли сохраняться выше ледника в пределах хребта Куркуре.

Виды тундрового комплекса. Эколого-ценотический оптимум находится в классе тундровых ассоциаций, хотя могут выходить и за его пределы. На рис. 5 представлен ареал одного из видов этой группы *Dryas oxyodontha*. Следует отметить, что этот комплекс значительно малочисленнее двух предыдущих.

Эвритопные виды альпийского пояса. Примерно в равной степени встречаются во всех классах ассоциаций альпийского пояса, заходя отчасти и в субальпийский. На рис. 1 изображен ареал типичного вида этой группы — *Schultzia crinita*. Для шультции характерна широкая эколого-ценотическая амплитуда. Она присутствует в 12 классах ассоциаций, в 8 из них находит оптимальные условия.

Виды субальпийских лугов. Имея на субальпийских лугах эколого-ценотический оптимум, виды этой группы могут заходить как на луга в верхней части лесного пояса, так и на луга альпийские. Из этой группы на рис. 4 изображен ареал *Achyrophorus maculatus* и на рис. 6 — *Raponticum cartamoides*. Оба вида экологически весьма индивидуальны, имеют разную широту эколого-ценотической амплитуды, но экологический оптимум находят в одном классе ассоциаций.

Виды субальпийских и альпийских лугов. Встречаются в пределах субальпийского и альпийского поясов в составе лугов и лугоподобных группировок. К этой группе относится *Geranium albiflorum*, ареал которой изображен на рис. 7. При явном экологическом оптимуме в местообитаниях лугового ряда герань встречается и в группировках тундрового ряда.

Виды монтанные. К этой группе отнесены виды, встречающиеся во всех высотных поясах. Одним из них является *Bergenia crassifolia*, ареал которого изображен на рис. 8. Это один из самых «активных» в районе видов.

Виды придаточные луговые. Заходят из лесного пояса и встречаются в субальпийском и альпийском поясах в редколесьях, на лугах и в составе лугоподобных группировок. На рис. 9 изображен эколого-ценотический ареал типичного вида этой группы *Aegopodium alpestre*. В лесном поясе сныть встречается под пологом различных древостоев, в высокогорьях же она тяготеет к лугам.

Виды придаточные болотные. Заходят из лесного пояса, в субальпийском и альпийском поясах приурочены к болотам и переувлажненным местообитаниям. К этой группе относится *Carex magellanica*, ареал которой изображен на рис. 2.

На рис. 10 приведен эколого-ценотический ареал одного из важнейших эдификаторов субальпийского и альпийского поясов — *Betula rotundifolia*. Отчетливо видно, что, встречаясь почти во всех типах местообитаний, экологический оптимум березка находит в группировках тундрового и ерникового рядов.

Таким образом, модель экотопологической структуры флоры хребта Куркуре позволяет наглядно изображать эколого-ценотические ареалы отдельных видов и типизировать их с учетом особенностей выявленной структуры. Полученные таким методом эколого-ценотические элементы локальной флоры имеют довольно четкое экологическое обоснование и «ландшафтное лицо». Каждая из выделенных групп видов имеет свою историю в растительном покрове района и в этом плане обладает некоторой целостностью. Детальный географический и генетический анализ выделенных эколого-ценотических элементов флоры хребта Куркуре предполагается опубликовать позднее.

ЛИТЕРАТУРА

Г а л а н и н А. В. 1977. Анализ распределения растений по типам местообитаний (на примере района равнинно-горного ландшафта среднего течения р. Рау-Чуа Западной Чукотки). Бот. ж., 62, 8.

- Г а л а н и н А. В., Н. А. В а с и л ь е в а. 1976. Флористическая структура ландшафта дельты Немана. В кн.: Фитогеографическая, флористическая и геоботаническая характеристика приморской растительности. Вильнюс.
- Г а л а н и н А. В., Н. И. З о л о т у х и н, Л. В. М а р и н а. 1977. Гербарий и перспективы флористических исследований в Алтайском заповеднике. Бот. ж., 62, 4.
- Е ф и м ц е в Н. А. 1961. Четвертичное оледенение Западной Тувы и восточной части Горного Алтая.

Сыктывкарский государственный университет.

Получено 2 X 1978.

S U M M A R Y

The description of the vegetation of one of the Eastern Altai mountain ranges is given. As the result of treatment of geobotanical descriptions, 35 groups of associations have been isolated, for which floristic lists have been composed. The totality of all the lists was analysed for revealing pair similitude according to Jaccard. On the basis of the matrix of floristic similitude a graph was made up, which is regarded as a floristic model of plant cover and as an ecotopological model of local flora. The model obtained is used for representation and comparison of ecologo-coenotic areas of separate species; typization of their areas has been carried out, 9 ecologo-coenotic elements of flora have been distinguished. It has been found, that differences in specific composition sets of association groups, connected with change of height above the sea level, are not greater than differences conditioned edaphically. The presence of two rows of vegetation — the meadow and the yernik-tundra ones — conditioned more historically than edaphically, has been discovered in the region.

УДК 581.9

Л. В. Созинов

**ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ
КРУПНЫХ ДЕРЕВЬЕВ (ЭМЕРДЖЕНТОВ)
В ТРОПИЧЕСКИХ ДОЖДЕВЫХ ЛЕСАХ
ОСТРОВА БИО (СОЛОМОНОВЫ ОСТРОВА)**

L. V. SOZINOV. PECULIARITIES OF SPATIAL DISTRIBUTION
OF BIG TREES (EMERGENTS) IN TROPICAL RAIN FOREST
ON THE BIO ISLAND (SOLOMON ISLANDS)

На основе применения информационных статистик в тропическом дождевом лесу исследуется пространственное размещение крупных деревьев (эмерджентов), кроны которых значительно отделены от основного полога и, возвышаясь над ним, не образуют сомкнутого яруса. Определены линейные размеры пятен, образованных такими деревьями. Рассматриваются возможные причины мозаичности.

Пространственное размещение эмерджентов, или деревьев-маяков, кроны которых значительно отделены от основного полога древостоя, и, возвышаясь над ним, не образуют сомкнутого яруса, есть одна из существенных характеристик влажного тропического леса. Познанию особенностей их распределения уделяется существенное место в так называемой теории мозаичной, или циклической, структуры тропических дождевых лесов (Ричардс, 1961). Согласно этой теории, смешанные тропические дождевые леса рассматриваются как совокупность небольших групп особей разных видов растений, каждая из которых ограничена территорией и динамически соотносится с другой группой или участком леса. Взятые в совокупности эти группы, или агрегаты (aggregate) (Webb et al., 1972), часто значительно отличающиеся друг от друга как количественно, так и качественно, в тропических дождевых лесах представляют единственную ассоциацию (тип леса) в однотипных условиях среды. Сходные ситуации, обусловленные онтогенетическими изменениями, связанными с возобновлением растений внутри сообществ, заменой одних особей другими и проявляющиеся в смене микроценозов, наблюдаются и в фитоценозах умеренной зоны (Воронов, 1973). Однако для фитоценозов умеренной зоны, в основном монодоминантных, чаще всего характерно наличие одной комбинации групп особей или видов, различающихся или по возрасту, или же по составу сопутствующих видов при неизменном эдификаторе. Такое явление отмечается и для эдафических климаксовых (Одум, 1975) лесных сообществ тропической и экваториальной зон. Так, в сообществах, подобных зрелым мангровым, существует определенное сочетание растений с особыми требованиями к факторам среды, или выносливостью к ним без признаков явной мозаичности (Percival, Womersley, 1975). Чаще же исследователи зоны влажных тропических лесов сталкиваются с мозаичностью или циклическостью растительного покрова, контагиозностью в распределении особей одного или даже нескольких видов, отмечая при этом стабильность самого сообщества или климатический климакс (Ричардс, 1961). Вполне возможно, что стабильность достигается серией онтогенетических изменений сообществ, обуславливающих пространственную пят-

нистость. Изменение происходит на сравнительно мелких территориальных участках и вызывается отмиранием наиболее крупных старых деревьев. В результате этого существует мигрирующая система с циклически повторяющимися во времени в каждой «точке» пространства сменами, которые не выходят за пределы определенной нормы, соответствующей одной ассоциации или типу леса.

Выяснению причин мозаичности, определению размеров пятен и их характеристик в специальной литературе уделяется довольно много внимания. Но иногда те или иные выводы о размерах агрегаций и причинах их возникновения имеют чисто логический характер и строятся без привлечения фактических количественных характеристик. Вебб, Трапей и Вильямс (Webb et al., 1972) в работе, содержащей обзор большинства таких работ, указывают на два совершенно различных масштаба мозаичности. С одной стороны, существуют пятна, имеющие площадь всего лишь несколько сотен квадратных метров, тогда как с другой — такие пятна занимают площадь в несколько гектаров.

Пур (цит. по: Webb et al., 1972), применяя количественный анализ при исследовании распределения крупных деревьев *Shorea acuminata* и *Dipterocarpus costulatus* в заповедном лесу в Малайе, выделил мелкие пятна и крупные пятна с линейными размерами в 100 и 200 м. Наличие крупных пятен и их размеры, возможно, определяются условиями среды, а более мелких — циклическими сменами. При определении линейных размеров пятен в цитируемой работе использовался один из предложенных Грейг-Смитом индексов, характеризующий размещение вида в пределах сообщества. Первоначально при применении более слабых статистик было обнаружено, что исследуемое распределение крупных деревьев между 50 площадками (10×13.5 м) очень близко к пуассоновскому, т. е. случайному.

Подобного рода количественные исследования представляют собой как практический, так и теоретический интерес, так как расширяют наши знания о пространственной структуре фитоценозов тропических дождевых лесов, о принципах формирования их структуры, а знание о распределении крупных деревьев — основных источников древесины (Walker, 1962) — позволяет более рационально подходить к проведению лесотехнических мероприятий, связанных как с возобновлением леса, так и с системой рубок. К тому же применение количественных методов при рассмотрении распределения растений по территории, а особенно эмерджентов, снижают условность и неопределенность в выборе пробных площадей и в построениях профильных диаграмм с их неизбежной избирательностью (Paijmans, 1970).

В настоящей работе рассматривается распределение деревьев (эмерджентов) в тропическом дождевом лесу на о. Био (Соломоновы острова) и приводятся возможные объяснения закономерностей формирования отдельных групп эмерджентов в пределах острова.

Материал и методика

Работа выполнена по материалам шестого рейса Научно-исследовательского судна «Каллисто», организованного Тихоокеанским институтом географии ДВНЦ АН СССР в период с ноября 1976 по март 1977 г. Рейс выполнялся в рамках Национального проекта № 7, «Экология и рациональное использование островных экосистем» Международной программы «Человек и биосфера». О. Био обследовался с 21 по 23 декабря 1976 г.

О. Био — поднятый атолл — находится на шельфовой платформе геосинклинального о. Сан-Кристобаль. Его возраст, определенный для верхней террасы, составляет 50—60 тыс. лет (Воронов и др., 1977). Остров сложен коралловыми известняками с плоской поверхностью и имеет размеры 2.6×1.4 км. В рельефе острова четко прослеживаются три морских аккумулятивных террасы с интервалами высот 1—2, 6—8 и 24—30 м.

Почвенный покров, развивающийся на карбонатных породах, относительно маломощный (30—40 см) и представлен, по определению В. О. Тар-

гульяна, красными тропическими рендзинами, а вдоль побережья на первой террасе — иногда и слабо измененными коралловыми песками и щебнем.

Растительный покров острова — влажный тропический лес. Число видов растений древесного яруса и возобновления на единицу площади довольно значительно и в среднем составляет 4—7 и 3—6 видов на 100 м² соответственно. С подобным видовым разнообразием мы встречаемся, например, и в дальневосточных хвойно-широколиственных лесах. Однако необходимо учесть, что преобладание какого-либо вида на острове трудно выделить, к тому же комбинации видов на локальных участках неоднородны и весьма разнообразны. В целом же, по-видимому, из-за небольших размеров острова и особенностей его генезиса общее число видов растений во всей островной флоре меньше, чем на более крупных территориальных единицах данной зоны. Всего за два дня работы на острове было выявлено примерно 50—60 видов древесных растений. Большая часть собранного там гербария пока еще не определена, поэтому мы не можем в данной статье рассмотреть видовой состав исследуемого леса. Можно полагать, что флора острова, как и всего архипелага Соломоновых островов, сходна с малезийской (Whitmore, 1969).

На о. Био на общем фоне относительно однородного сомкнутого растительного покрова выделяется очень узкая полоса леса, окаймляющая остров по прибрежной, периферической части первой террасы, которая состоит из видов родов *Heritiera*, *Cerbera*, *Cocos*, *Pandanus*, *Scaevola* и др. Эти виды характерны для всех прибрежных участков тропических островов Меланезии (Brookfield, Hart, 1971). В тропическом дождевом лесу представлен широкий спектр жизненных форм растений, начиная от обычных фанерофитов и кончая эпифитными папоротниками и растениями-душителями из рода *Ficus*.

Ярусы в древостое выражены, и обычно их бывает два-три с разной высотой и мощностью древесного полога. Достаточно четко на острове выявляются различия в высоте деревьев: на подветренной (юго-западной) части они составляют 10—15 м, а на наветренной (северо-восточной) — 5—10 м. Отмечена значительно большая высота древостоя на наветренной части острова.

Лес здесь сомкнутый (в среднем 0.9—1.0), самое низкое значение сомкнутости равно 0.6. Наиболее неоднороден по сомкнутости лес, произрастающий в юго-западной части острова, для леса северо-восточной части острова значения сомкнутости более ровные.

Характерной особенностью древостоя о. Био, как и всех тропических дождевых лесов, является наличие эмерджентов. Кроны эмерджентов возвышаются над основным пологом примерно на 10 м при их общей высоте 35—40 м. Витмор (Whitmore, 1966, 1969) для Соломоновых островов указывает только одного настоящего эмерджента — *Terminalia calamansanai* (Blanco), но в исследуемом районе мы отметили и другие растения-эмердженты. Большинство таких крупных деревьев здесь имеет мощные досковидные корни, распластанные по поверхности почвы, и это осложнило измерение диаметров стволов (обычно оно производилось выше выростов по стволу, и поэтому размеры стволов занижены и не соответствуют общепринятым стандартам лесов умеренной зоны). Площадь, занимаемая одним таким деревом-гигантом, значительна: отдельные деревья имеют окружность ствола у основания досковидных корней 8—15 м. Число деревьев с диаметром ствола более 0.6 м выше отхождения досковидных корней-контрфорсов составляет 22—24 шт. на 1 га. К таким крупным деревьям чаще всего и приурочена внеярусная растительность. Лианы здесь довольно обильны, среди них встречаются как древесные, так и травянистые; часто диаметр древесных лиан превышает 10 см. Лианы в основном свисают по стволам крупных деревьев. Весьма распространены и эпифитные папоротники рода *Asplenium*, встречающиеся также в основном на стволах крупных деревьев, а на участках с пониженной сомкнутостью древостоя — и на валеже.

Кустарниковый и травяно-кустарничковый ярусы в тропическом дождевом лесу практически не выражены. Изредка в травяном покрове встречаются эпифитные папоротники. В некоторых более освещаемых местах поражает обилие возобновления древесных пород, проективное покрытие которых иногда достигает 100%. Следует отметить, что высота их небольшая; в основном до 0.5 м; в более крупных классах роста — обилие значительно ниже. Существуют отдельные участки, где возобновление древесных пород полностью отсутствует. В целом подобный тип леса представляет собой вариант влажного тропического мезофильного леса (Webb et al., 1970).

Исследование пространственной структуры островной геосистемы проводили с помощью профиля-трансекты, который был заложен в средней части острова с северо-востока на юго-запад при ширине 30 и длине 1280 м. Поскольку при исследовании пространственных процессов в первую очередь нас интересует выделение регулярной составляющей (урочища, фации, агрегации), постольку принципы организации наблюдений должны полностью определяться теоремой отсчета (теорема В. А. Котельникова, см.: Пузаченко, 1976). Расстояние между точками опробования по профилю составляло 10 м. Каждый десятиметровый отрезок расчищали от нижних ярусов и отмечали пикетами. На профиле В. С. Скулкиным было проведено барометрическое нивелирование с точностью ± 0.5 м (использовали микробарометр МБ-63), и на каждом пикете сделана съемка полога древостоя широкоугольной камерой с углом зрения 145° для оценки сомкнутости (сквозистости) полога. Кроме того, визуально определяли высоту полога древостоя и нижнюю границу его основной фотосинтезирующей массы. Под пологом древостоя понимается более или менее непрерывный слой древесных крон, исключая эмердженты (Webb et al., 1970). В соответствии с теоремой отсчета подобная схема опробования территории с постоянным шагом в 10 м позволяет выделить в общих чертах регулярную составляющую в интервале периодов от 20—40 до 640 м.

Через каждые 70 м (в некоторых наиболее неоднородных участках — через 30 м) составлялось геоботаническое описание на площадках размером 10×10 м с указанием фитометрических характеристик растительного сообщества: высота, сомкнутость, размеры растений, их обилие, видовое разнообразие и т.п. По всему профилю производили картирование положения стволов деревьев с диаметрами более 0.6 м и высотой около 40 м. В итоге была составлена картосхема размещения эмерджентов на профиле, пересекающем остров в центральной его части (рис. 1).

Близ отдельных пикетов делали почвенные прикопки. Геоботанические описания с определением запаса древесины составлены А. Г. Вороновым и Ю. Г. Пузаченко для двух пробных площадей, расположенных в непосредственной близости от профиля.

Такая схема регулярного опробования при экспедиционных исследованиях на мелких островах позволяет не только вскрыть особенности пространственной дифференциации растительного покрова и проследить его реакцию на факторы внешней среды конкретного острова, но и обеспечивает сопоставимость территориально различных наблюдений, так как применяется единая методика.

Для выделения тех или иных групп в распределении крупных деревьев в настоящей работе применялся анализ автосопряженности, который основывается на непараметрических статистиках типа χ^2 при нулевой гипотезе независимости пространственных наблюдений. В отличие от автокорреляционного анализа он полностью применим к дискретным пространственным распределениям с большой долей наблюдений с отсутствием признака. Знание свойств распределения необязательно, так как в основе лежит гипотеза о реализуемости наиболее общего полиномиального распределения. Использование же индексов, отображающих характер размещения растений в пределах сообществ, в большинстве случаев требует определения характеристик эмпирического распределения и сравнения с теоретическим Пуассона или биномиальным. В тех случаях, когда

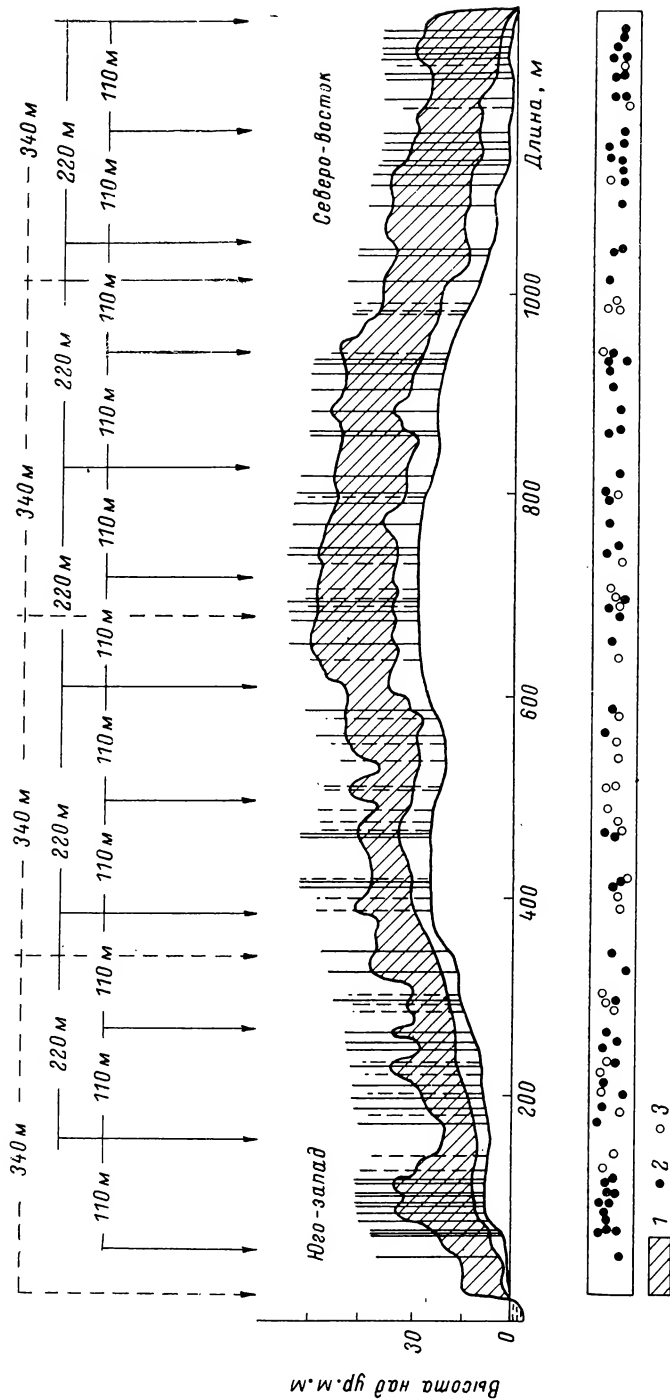


Рис. 1. Пространственное распределение деревьев (эмерджентов) на о. Био. (Соломоновы острова)

1 — основной слой древесных крон, 2 — деревья с диаметрами стволов более 1.0 м, 3 — деревья с диаметрами стволов от 0.6 до 1.0 м.

вероятность события очень мала, но при достаточно большой выборке не равна нулю, эмпирическое распределение при случайном размещении растений соответствует пуассоновскому. Такая ситуация существует, когда число особей растений на площади низко по сравнению с тем числом, которое могло бы на нем произрастать. Если при наблюдении число встречающихся особей приближается к возможному максимуму, то при случайном размещении растений эмпирическое распределение соответствует биномиальному (Грейт-Смит, 1967). Так или иначе прежде чем использовать те или иные индексы, необходимо априорное знание характеристик распределения объектов на участке.

Анализ автосопряженности основывается на применении информационной статистики (Кульбак, 1967)

$$J = 2 \sum_{j=1}^k X^{j,i, j+i\tau} \ln X^{j,i, j+i\tau} - \sum_{j=1}^k X^{j,i+\tau} \ln X^{j,i+\tau} - \\ - \sum_{j=1}^k X^{j,i} \ln X^{j,i} + (N - 2\tau) \ln (N - 2\tau),$$

где N — длина ряда (число площадок, равное 128); X^j — частота k -й градации числа деревьев на площадке размером 10×30 м ($X^{j=1}=0$ деревьев, $X^{j=2}=1$ дерево, $X^{j=3}=2-4$ дерева); i — порядковый номер точки на профиле — $1, 2, 3 \dots N$; τ — величина сдвига ряда относительно самого себя, выраженная через число точек — $0, 1, 2 \dots 1/2N$; минимальная величина сдвига соответствует по профилю 10 м; $X^{j,i}$ — частота j -й градации для исходного ряда; $X^{j,i+\tau}$ — то же для сдвинутого ряда, частота определяется на интервале, $i = \tau \div (N - \tau)$; $X^{j,i, j+i\tau}$ — частота совместного сочетания градаций $j = \overline{1, k}$ из исходного ряда с градациями $j = \overline{1, k}$ сдвинутого $i + \tau$ ряда.

Таким образом, процедура определения меры сопряженности сводится по существу к определению частот различных сочетаний градаций состояния признака (древостоя) при смещении ряда относительно самого себя. Очевидно, возможны два крайних случая: первый, когда ряд, сдвинутый относительно самого себя, является своим же прямым или зеркальным отображением. В этой ситуации первой градации ряда будет соответствовать во всех случаях и первая градация сдвинутого ряда, второй градации — вторая и т. д., или первой градации будет соответствовать k -я градация, второй — $k-1$ -я и т. д. Когда ряд прямо отображается сам в себя, то, очевидно, что он сдвинут точно на один период, равный $n\tau$, где n — целое число. Если отображение зеркальное, то это значит, что ряд сдвинут на половину периода — $n\tau/2$. Поскольку и в том и в другом случаях имеет место всего k сочетаний, то двойная сумма точно равна любой из частных сумм и величина автосопряженности максимальная.

Во втором, крайнем случае каждой градации ряда равновероятностно соотносится любая градация сдвинутого ряда. Легко показать, что в такой ситуации мера сопряженности равна нулю. Такая ситуация может наблюдаться в том случае, если пространственное распределение подчиняется чисто случайному закону или ряд сдвинут относительно самого себя на $1/4$ или $3/4$ периода.

По С. Кульбаку (1967), $2J \approx \chi^2$ при числе степеней свободы $(k-1)^2$. В соответствии с этим рассматриваемая оценка дает не только характеристику степени сопряженности ряда с самим собой при сдвиге, но и позволяет оценить риск ошибки принятия гипотезы о взаимосопряженности и соответственно регулярности ряда.

Таким образом, для исследования регулярности или случайности конкретного ряда необходимо определить меру сопряженности при всех сдвигах длиной от 1 до $2N/3$, а для условий со статистически значимым максимумом сопряженности — тип взаимотоображения.

Последнее дает возможность установить, что отображает максимум автосопряженности: период или половину периода. Дополнительно иногда

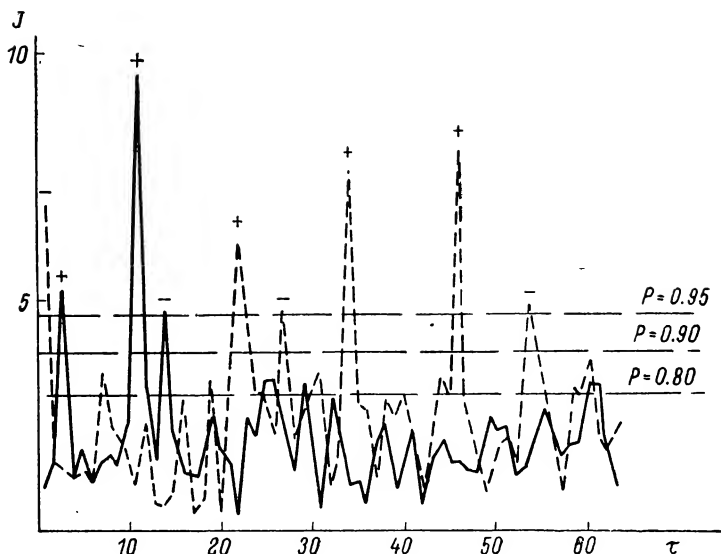


Рис. 2. Значения функции автосопряженности (J) для ряда деревьев с диаметрами более 0.6 м (сплошные линии) и с диаметрами более 1.0 м (штриховые) при трех уровнях вероятности (P).

Плюс — прямой тип сопряженности, минус — обратный.

целесообразно рассмотреть условия, при которых мера автосопряженности близка к нулю.

Следует отметить, что в конкретных условиях выявление статистически достоверного периода не обязательно влечет выявление аналогичного значимого полупериода, и наоборот. Это связано с тем, что в реальной ситуации участки, например с наличием деревьев по линейной протяженности, могут быть больше, чем без деревьев, в то время как в целом такая линейная комбинация на всем протяжении профиля повторяется несколько раз. Может быть и так, что линейные размеры пятна достаточно постоянны, а расстояния между ними варьируют в более широких пределах. В конечном итоге реальная структура может представлять собой наложение друг на друга различных периодов, причем если длина отдельного периода отличается в нецелое число раз от другого, то это взаимно снижает меру автосопряженности. В идеале в задачу анализа как раз входят описание и смысловая интерпретация мер автосопряженности, индицирующих пространственную структуру.

Анализ был реализован на ЭВМ М-222 по программе, разработанной В. С. Скулкиным. Предварительно, до проведения расчетов было составлено два ряда распределений крупных деревьев по профилю: один для всех деревьев с диаметрами больше 0.6 м, другой — для деревьев с диаметрами более 1.0 м (рис. 2).

Для определения направленности связи (прямой или обратной) использовались однофакторные таблицы сопряженности (см. таблицу) и критерий максимального правдоподобия (Пузаченко, Мошкин, 1969)

$$C_{(X^{ji+\tau}/X^{ji})} = \frac{P(X^{ji}/X^{ji+\tau})}{P(X^{ji})},$$

где $P(X^{ji}/X^{ji+\tau})$ — условная вероятность состояний X^{ji} по состоянию $X^{ji+\tau}$; $P(X^{ji})$ — априорная вероятность состояния X^{ji} . За характерное состояние принималось состояние X^{ji} , при котором коэффициент C больше единицы.

Например, из таблицы видно, что при анализе критерия C при сдвиге ряда на $\tau=22$, образованного совокупностью деревьев с диаметрами более 1.0 м, в основном наблюдается ситуация, при которой для града-

ций X^1_i , X^2_i , X^3_i характерны соответственно градации X^{1i+22} , X^{2i+22} , X^{3i+22} , т. е. большей градации соответствует большая, и наоборот. Это свидетельствует о том, что через 220 м по профилю встречаются площадки с одинаковым числом деревьев. В том случае, когда меньшей градации числа деревьев исходного ряда соответствует большая, а большей — меньшая, мы говорим об обратном типе сопряженности членов ряда.

Результаты

Графическое изображение функции автосопряженности имеет вид чередующихся между собой относительных максимумов и минимумов (рис. 2). Однако не все максимальные значения J статистически достоверны. Так, для верхнего порога достоверности ($P=0.95$) выявляются максимумы, соответствующие следующему сдвигу τ : 30, 110, 140 м для ряда деревьев с диаметрами более 0.6 и 1.0 м; 220, 340, 460, 540 м — для ряда деревьев только с диаметрами более 1.0 м. В целом же статистически достоверных ($P=0.95$) максимальных значений (пиков) в 2 раза больше на кривой, характеризующей сопряженность членов ряда, составленного для деревьев с диаметрами более 1.0 м, чем для всей совокупности исследуемых деревьев. В то же время для исходного ряда из деревьев с диаметрами более 0.6 м (рис. 2) характерны высокочастотные регулярные составляющие, обуславливающие максимальное значение J только при сдвиге $\tau=14$ ($P=0.95$), что соответствует 140 м по профилю. При этом же уровне достоверности для деревьев с диаметрами более 1.0 м почти все пики кривой автосопряженности, исключая $\tau=10$ м, появляются при значительно больших значениях ($\tau \geq 22$), что свидетельствует о наличии в основном только низкочастотных циклов в распределении рассматриваемого древостоя.

При снижении порога значимости до 0.80 число достоверных максимумов естественно увеличивается, но незначительно. Так, для всех исследуемых деревьев (диаметр более 0.60) при $P=0.80$ добавляются к выделенным ранее пики, соответствующие сдвигу $\tau=7, 20, 31, 44, 58, 60$.

Таким образом, результаты анализа характеризуют общую цикличность, регулярность в распределении деревьев-гигантов по профилю о. Био, причем цикличность в размещении деревьев с диаметрами больше 0.6 м проявляется в более высокочастотной части пространства, в то время как для деревьев с диаметрами больше 1.0 м характерна низкочастотная составляющая.

По-видимому, исключая из числа вероятных причин, обуславливающих пятнистость, факторы, не имеющие пятнистости такого же масштаба, можно выявить причины линейных размеров регулярной составляющей в исследуемых распределениях деревьев в пределах профиля.

Обсуждение результатов

Меньшее число статистически достоверных максимумов функции автосопряженности для распределения всей совокупности рассматриваемых деревьев (диаметр больше 0.6 м) по существу отображает случайное совместное распределение деревьев. Происходит это, по-видимому, потому, что меньшие по размерам деревья дополняют группы деревьев-гигантов и в результате снижают их пространственную дифференциацию (рис. 1).

Таблица однофакторной автосопряженности членов ряда для деревьев с диаметрами более 1.0 м при величине сдвига $\tau=22$ (соответствует 220 м) ($P=0.95$)

	X^1_i	X^2_i	X^3_i
$X^{1i+\tau}$	+43 0.63	+20 0.29	5 0.07
$X^{2i+\tau}$	17 0.55	+11 0.35	+3 0.10
$X^{3i+\tau}$	3 0.43	+3 0.43	+1 0.14
$P(X^j_i)$	0.60	0.32	0.08

Примечание. $+C > 1.0$; верхняя цифра в ряду — X^j_i , $j+i\tau$, нижняя — $P(X^j_i/X^{j+i\tau})$.

Появление же 10-метрового цикла ($\tau=1$) для деревьев (диаметр более 1.0 м) вызвано тем, что для крупного дерева характерно пространство с линейными размерами по профилю примерно в 10 м, что вполне может быть обусловлено размерами самих деревьев, а именно: их поверхностной корневой системой и мощными контрфорсами. Непосредственно на пробной площади размером 10×30 м могут встречаться от 1 до 4 таких деревьев, и такие площади чередуются с участками аналогичных размеров, но без крупных деревьев. В том случае, когда на смежной территории встречаются деревья меньших размеров (диаметр от 0.6 до 1.0 м) и когда наиболее вероятно сочетание двух соседних площадок, занятых деревьями, с площадкой, на которой они отсутствуют, возникает 30-метровый ($\tau=3$) цикл, или регулярная составляющая с линейными размерами 30 м. Наличие 110-метрового периода ($\tau=11$) для всей совокупности, по всей видимости, вызвано наличием регулярной составляющей такого же масштаба в рельефе острова (рис. 1) или же обусловлено трех-четыrehкратным наложением 30-метрового цикла, а следовательно, биологическими особенностями растений. Если рассматривать гипсометрический профиль от уступа второй террасы (юго-западная часть острова), то выявляется чередование различных форм рельефа примерно с шагом 100—150 м. Сначала это будут внешняя плоская часть второй террасы и ее наклонная часть. Следующий участок — это склон третьей террасы с небольшим уступом, а затем плоская поверхность собственно третьей террасы до впадины; впадина, возможно, остаток лагуны кораллового острова, рассматривается отдельно. Далее выделяются также на поверхности третьей террасы еще три такие зоны, затем снова склон третьей террасы и зона второй террасы со смежной территорией первой террасы и, наконец, участок первой террасы подветренного берега острова. Таким образом, вполне возможно, что регулярность в распределении эмерджентов с периодом в 110 м ($\tau=11$) для всей совокупности определяется уже эдафическим фактором. Полупериод в 140 м ($\tau=14$) выделяется самостоятельно и в общем тоже обусловлен регулярной составляющей того же масштаба в рельефе, ибо, как указывалось выше, цикличность в данном случае не означает строгой периодичности и распределение фаз может меняться. К тому же статистическая значимость этого цикла меньше, чем для 110 м.

При тщательном сопоставлении шага в 220 м с основными формами рельефа острова обнаруживается тоже тесная связь. В пределах профиля по рельефу выделяются шесть участков с линейными размерами примерно 210—240 м, соответственно которым и группируются деревья-эмердженты с диаметрами более 1.0 м (рис. 1), что обусловило максимальное значение J при $\tau=22$. Так, наибольшее количество таких деревьев отмечается на смежных участках первой и второй морских террас острова, затем их число заметно снижается и встречаются они очень редкими группами на третьей террасе. Однако в ее пределах как по рельефу, так и по характеру распределения деревьев с диаметрами более 1.0 м дифференцируются четыре зоны: две с наветренной стороны острова — со слабонаклонной и сравнительно плоской поверхностью — и две с подветренной; границы последних совпадают с перегибами в рельефе; по-видимому, различия в формировании групп эмерджентов здесь тоже вызваны эдафическими факторами, связанными с рельефом, но факторами несколько иного масштаба.

Следующий цикл на кривой автосопряженности для крупных деревьев определяется в 340 м. По сути дела он отображает четыре характерные части профиля. С юго-западной стороны — это часть первой и второй террас с очень высоким обилием деревьев-гигантов и часть третьей террасы, включающая остаточную лагуну кораллового острова. С северо-восточной стороны — это также часть первой и второй террас и часть третьей террасы с относительно плоской поверхностью.

Очевидно, что 460-метровый цикл ($\tau=46$) выделяется в результате двухкратного наложения 220-метрового цикла, о чем свидетельствует и прямой тип сопряженности (рис. 2).

Максимум J для $\tau=53$ (530 м) обусловлен обратной сопряженностью

членов ряда для наветренной стороны острова с частью ряда на практически самой верхней поверхности третьей террасы, которая характеризуется наименьшим числом деревьев-эмерджентов в отличие от периферийных частей острова.

Для распределения деревьев с диаметрами более 1.0 м существует также отдельно полупериод в 270 м, вполне сопоставимый с периодом в 220 м.

Рассмотрение же периодических составляющих на более низких уровнях достоверности очень сложно. Ибо, как указывалось выше, в действительности может быть наложение друг на друга различных периодов, в результате чего значение функции автосопряженности может увеличиваться, поэтому мы не всегда найдем объяснение тому или иному циклу: появился ли он в результате совместного наложения фаз, как положительных, так и отрицательных, или же он вызван какими-то другими факторами среды, которые на современном этапе невозможно идентифицировать. И это несмотря на то что в данном отношении островные леса намного проще аналогичных материковых, так как большинство процессов здесь протекает в «чистом» виде, т. е. в островных ситуациях мы заранее знаем, действие каких факторов исключено.

Таким образом, для тропического дождевого леса на о. Био тоже характерна мозаичность в распределении эмерджентов, причем очевидно, что эта мозаичность имеет двоякую природу. С одной стороны, по-видимому, мозаичность связана с особенностями самих растений, с другой — она обусловлена факторами среды. Интересно в этом отношении выделение 220-метрового цикла с наибольшим обилием деревьев-гигантов на нижних гипсометрических отметках и с заметным снижением их обилия на третьей террасе. Если принять во внимание то обстоятельство, что высота исследуемых деревьев (35—40 м) практически совпадает с высотой острова (35 м над ур. м.), а деревья встречаются в основном на нижних гипсометрических поверхностях, то можно полагать, что существующее распределение стволов есть результат ветрового режима ураганных ветров, возникающих при прохождении тропических тайфунов. По-видимому, именно ураганные ветры не позволяют закрепиться крупным деревьям на высоких поверхностях, а те, что поселяются на самых верхних отметках, особенно подвержены вывалу; может быть, поэтому отсутствуют мощные компактные группы эмерджентов на третьей террасе. Периодические ветры ураганной силы, разрушая частично ту или иную группу эмерджентов, образуют окно в полосе древостоя, которое начинает быстро заполняться деревьями благодаря наличию их всходов. Из-за этого и существует циклическая модель в возобновлении влажного тропического леса о. Био. Подобная ситуация, где также велика роль тропических тайфунов, описывается Бевэриджем (Beveridge, 1975) для лесов из *Agathis obtusa* на отдельных островах Новых Гебрид.

Как отражение роли ветрового режима, по-видимому, следует расценивать и периодическую составляющую с длиной 530 м, которая отображает деление острова по лесорастительным условиям на три части.

Заключение

Применение анализа автосопряженности показало, что для эмерджентов влажного тропического леса о. Био (Соломоновы острова), как и для всех тропических лесов, характерны мозаичность, контагиозность в распределении по территории острова. Мозаичность обусловлена биологическими особенностями самих растений (пятна с линейными размерами до 30 м, возможно, и 110 м) и эдафическими или фациальными различиями (пятна с линейными размерами более 140 м). Характерно, что пространственная пятнистость деревьев более крупных размеров, в данном случае с диаметром более 1.0 м, чаще всего обусловлена эдафическими факторами в отличие от общего распределения всех больших деревьев.

- Воронов А. Г. 1973. Геоботаника.
 Воронов А. Г., Г. М. Игнатьев, П. А. Каплин. 1977. Рейс «Каллисто» на острова Тихого океана. Вестн. МГУ, сер. геогр., 5.
 Грейг-Смит П. 1967. Количественная экология растений.
 Кульбак С. 1967. Теория информации и статистика.
 Одум Ю. 1975. Основы экологии.
 Пузаченко Ю. Г. 1976. Принципы информационного анализа. В кн.: Статистические методы исследования геосистем. Владивосток.
 Пузаченко Ю. Г., А. В. Мошкин. 1969. Информационно-логический анализ в медико-географических исследованиях. В кн.: Итоги науки. Сер. Медицинская география, 3. М.
 Ричардс П. 1961. Тропический дождевой лес.
 Beveridge A. E. 1975. Kauri forests in the New Hebrides. Phil. Trans. R. Soc. B., 272.
 Brookfield H., C. Hart. 1971. Melanesia. A geographical interpretation of an island world. London.
 Pajmans K. 1970. An analysis of four tropical rain forest sites in New Guinea. J. Ecology, 58, 1.
 Percival M., J. S. Womersley. 1975. Floristic and ecology of the mangrove vegetation of Papua New Guinea. Bot. bull., 8.
 Walker F. S. 1962. The forests of British Solomon Islands. Honiara.
 Whitmore T. S. 1966. Guide to the forests of British Solomon Islands. Oxford University Press. — 1969. The vegetation of the Solomon Islands. Phil. Trans. R. Soc. B, 255.
 Webb J., J. G. Tracey, W. T. Williams. 1972. Regeneration and pattern in subtropical rain forest. J. Ecology, 60, 3.
 Webb L. J., J. G. Tracey, W. T. Williams, G. M. Lance. 1970. Study in numerical analysis of complex rain-forests communities. V. A comparison properties of floristic and physiognomic-structural data. J. Ecology, 58, 1.
 Тихоокеанский институт географии ДВНЦ АН СССР, Владивосток, Получено 11 IV 1978.

SUMMARY

On the basis of the usage of informational statistics the spatial distribution of big trees (emergents) in tropical rain forest is studied. The crowns of such trees are considerably apart of the main canopy and, rising above it, do not form a close layer. Linear sizes of spots formed by such trees have been measured. Biological specificities of these plants and edapho-geomorphological peculiarities of the island are indicated as possible reasons for mozaicity.

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

УДК (048.8) (093.32)

Ю. П. Кожевников

НОВОЕ О БЕРИНГИИ

(ОБЗОР, НАПИСАННЫЙ В СВЯЗИ С ВЫХОДОМ КНИГИ
«БЕРИНГИЯ В КАЙНОЗОЕ»)YU. P. KOZHEVNIKOV. NEWS ABOUT BERINGIA (REVIEW
IN CONNECTION WITH THE PUBLICATION OF THE BOOK
«CENOZOIC BERINGIA»)

За последние два десятилетия интерес к проблемам Берингии настолько возрос, что было проведено несколько симпозиумов, посвященных этим проблемам. Литература, охватывающая различные частные проблемы Берингии, теперь уже труднообозрима, а подчас и труднодоступна. В данном обзоре сделана попытка сведения данных различных авторов в единую палеогеографическую схему. Приведены некоторые соображения о флорогенезе всей Арктики, о связях приберингийских районов и Центральной Азии, о дифференциации Арктической флористической подобласти на две палеогеографических дуги: Мезо- и Эоарктику.

1976 г. ознаменовался для исследователей Берингии новым достижением — вышел в свет сборник статей «Берингия в кайнозое» — результат всесоюзного (а по существу, международного) симпозиума в Хабаровске в 1973 г. В сборник вошли 57 статей, из них 13 написаны зарубежными авторами. В тезисах симпозиума было помещено 79 сообщений. Из авторов этих сообщений, статьи которых не вошли в книгу «Берингия в кайнозое» (1976), следует назвать Г. У. Линдберга (СССР), Ч. Бордена (США), П. Колинво (США), Т. Паркера (США); содержание их тезисов было тесно связано с проблемами исторической флористики.

Подход к решению проблем Берингии является синтетическим. В данном сборнике освещаются геологические, палеонтологические, палеоботанические, палеогеографические, биогеографические, археологические представления о Берингии и приберингийских территориях в разные периоды геологической истории. При этом многие авторы использовали данные исследователей самых разных наук, сопоставляя их со своими данными. В книге заключен большой объем полезной информации, несмотря на ее некоторый эклектицизм.

Ценность книги «Берингия в кайнозое» в том, что авторы имели возможность сопоставить свои взгляды с мнениями коллег во время симпозиума и внести коррективы или усилить аргументацию.¹ Некоторые авторы очень существенно пересмотрели свои взгляды за короткое время.

В настоящем обзоре освещены те представления авторов «Берингия в кайнозое», которые полезны для ботаников, занимающихся проблемами флорогенеза приберингийских территорий, а также всей Арктики. Эти представления касаются прежде всего условий среды в разные периоды истории, поэтому наш обзор написан по периодам кайнозойской эры.

Палеоген. Имеется много палеофлористических данных, свидетельствующих о непрерывности существования Берингии в верхнемеловое и раннепалеогеновое время (Красилов; Томская). Считается, что Берингия

¹ Авторы, цитируемые ниже без указания года, являются авторами сборника «Берингия в кайнозое».

была центром становления арктотретичных флор, а как допускает В. А. Красилов, и всей современной голарктической флоры. На автохтонную преемственность, которая выразилась в поглощении арктотретичных элементов современной североохотской флорой, указывает А. П. Хохряков. По его мнению, именно арктотретичные мезофильные лесные комплексы видов трансформировались на месте в субарктические и субальпийские, а затем — в арктические и альпийские, тогда как ксерофильный комплекс видов северной Охотии является преимущественно миграционным.

Красилов подвергает сомнению представления Дж. Вульфа, Э. Леопольда (Wolf, Leopold, 1967) об отсутствии климатической зональности и идентичности палеофлор в северной Пацифике в палеогене. Он показывает, что в Восточной Азии даже в раннем палеогене субтропические формы не распространялись севернее Сахалина. Соответствующая изофлора на Аляске обнаружена на 10° севернее сахалинской. Учитывая, что и мезозойская американская изофлора, обозначающая северную границу беннеттитов *Cuscuta*, сдвинута на 5—6° к северу по отношению к азиатской изофлоре, Красилов относится с одобрением к гипотезе о сдвиге к северу тихоокеанской плиты и считает, что североамериканская плита также могла быть вовлечена в дрейф. Однако он отмечает, что и современные аналоги азиатских флор в Америке сдвинуты к северу. Действительно, ареалы таких близко родственных таксонов, как *Picea ajanensis* и *P. sitchensis*, расположены по отношению друг к другу точно так, как расположены палеогеновые изофлоры по Красилову. По-видимому, и в палеогене имела место большая океаничность климата восточных окраин материков, чем западных, а при более высоких, чем современные, температурах это оказывало положительное влияние на теплолюбивую растительность. В частности, она могла продвинуться по западным окраинам материков к северу дальше, чем по восточным. В современных флорах восточной окраины Азии и западной окраины Северной Америки имеется очень много подобных примеров (кроме названных елей), которые касаются как травянистых, так и других древесных растений (например, *Tsuga*), поэтому с ботанической точки зрения нет оснований полагать, что в раннем палеогене, а также и позднее (Чэни, 1968) Северная Америка была смещена по отношению к Азии. Не подтвердилось и существовавшее ранее предположение (Тахтаджян, 1957) о мосте суши через Тихий океан в умеренных широтах (Красилов, 1973). Следовательно, межконтинентальные миграции растений и животных в меловое время и в палеогене могли происходить только через Берингию (Европа была отделана от Азии Тургайским проливом).

Вопросы палеогеографии мелового периода и палеогена Северо-Востока Азии связаны с проблемами происхождения покрытосемянных растений и направленности их миграций, а также самого факта миграций, что оспаривал А. Н. Криштофович (1938, 1958), который придерживался концепции высокоширотного происхождения покрытосемянных растений. В последние годы эту точку зрения поддерживают Л. Ю. Буданцев (1970), опираясь на значительный перевес представителей покрытосемянных в арктических раннекайнофитовых флорах.

Согласно многим авторам (например, Терехова, 1970; Белый и др., 1970; Самылина, 1974), даже раннемеловые флоры Северо-Востока обнаруживают слабую преемственность, поэтому фактору относительно быстрых миграций придается большее значение, чем автохтонной эволюции таксонов (Баргхорн, 1969). Умеренный комплекс преимущественно листопадных деревьев Гренландской палеофлористической провинции (Криштофович, 1958), в которую входила Берингия, сформировался из таксонов, имеющих более южное происхождение. Об этом свидетельствуют и современные филогенетические и ареалогические отношения примитивных таксонов покрытосемянных (Li, 1952; Тахтаджян, 1957, 1961).

Арктотретичные комплексы сформировались на базе Гренландской палеофлористической провинции в связи с ухудшением климата. Этот

процесс, видимо, шел в значительной степени автохтонно в результате интенсивного горообразования и резких градиентов физико-географической среды.

Имеются сведения, что в удаленных от Тихого океана районах Азии субтропические и тропические формы обнаружены в низовьях рек Яны и Омоя даже в эоценовых слоях (Карташева), следовательно, уже в это время существовала не только зональная, но и провинциальная дифференциация растительного покрова Северо-Востока Азии. Однако в отличие от Красилова С. Ф. Бискэ (1975) считает, что в эоцене субтропический пояс охватывал всю южную Берингию, а севернее его располагался умеренно-теплый пояс.

Такая разноречивость связана с различным отношением к вопросу о существовании в это время Берингова пролива и соответственно иных условий в данном районе. По мнению И. М. Новодворской и Н. М. Яновской, в среднем эоцене и олигоцене Арктический бассейн соединялся с Тихим океаном, что соответствует данным авторов «Геологии СССР» (Бычков и др., 1970). Предки настоящих тюленей (Phocidae), по предположению Е. М. Анбиндера, появились в Полярном бассейне в среднем олигоцене (30 млн. лет назад). Это не увязывается с данными Бискэ и Барановой об отсутствии в данное время водной связи Полярного бассейна и Тихого океана, но согласуется с представлениями Новодворской и Яновской (см. выше). Бискэ (1975) считает, что в названные периоды связь материков не прерывалась, хотя протяженность Берингии с юга на север была значительно меньше, чем в иные периоды палеогена. На юге море ингрессировало по долине Пенжины до среднего течения Анадыря (Дорт-Гольц, Терехова). Новодворская и Яновская указывают на большую общность палеоценовых и раннеэоценовых фаун Азии и Северной Америки и отсутствие следов миграций животных этой эпохи в значительной части Сибири.

Таким образом, в отношении палеогеографической обстановки в Берингии в позднем палеогене пока не существует единого мнения. Согласно Бискэ и Барановой, в конце палеогена (поздний олигоцен) впервые появилась четкая вертикальная поясность растительного покрова (верхний пояс образовывали темнохвойные леса), что обусловлено усилившимся орогенезом и похолоданием, распространявшимся от полюса.

Неоген. В неогене соединение материков прерывалось лишь в позднем миоцене и позднем плиоцене, но в позднем миоцене шельфы были осушены и пролив был длинный и узкий (Бискэ, 1975; Бискэ, Баранова). Эти авторы показывают, что на южной Аляске в позднем миоцене существовала горная темнохвойная тайга, которая в плиоцене образовала широтный пояс Берингии, переходящий близ северного ее побережья в лесотундру. Весьма характерно, что западнее (в низовьях Яны и Омоя) наличие темнохвойно-таежной зоны не установлено (Карташева). По мнению И. И. Букс, в миоцене была провинциальная дифференциация азиатской и американской частей Берингии.

Существование берингийского соединения материков во многих случаях устанавливается по наличию в Северо-Восточной Азии и Северной Америке одних и тех же ископаемых остатков. Напротив, развитие эндемизма там или (и) здесь интерпретируется как свидетельство существования Берингова пролива. Именно последнее обстоятельство свидетельствует о наличии пролива в позднем миоцене (Hopkins, 1967). Фактически развитие эндемизма может расцениваться как косвенное доказательство, но в данном случае оно соответствует представлению о проникновении в это время в Арктический бассейн предков моржей, что, по мнению Анбиндера, могло произойти в раннем миоцене (20 млн. лет назад). В позднем миоцене возникли горные тундры (Бискэ, 1975; Бискэ, Баранова).

В позднем плиоцене, когда открылся пролив, образовался ледовый покров Арктического бассейна. Вдоль северной окраины суши, приходящейся на осушенный шельф (азиатская часть Берингии), сформировалась равнинная тундра (Бискэ, 1975; Бискэ, Баранова), южнее которой авторы показывают гипоарктический пояс в понимании Б. А. Юрцева (1966).

Последнее вносит заметную неопределенность в характеристику ландшафтов Берингии, поскольку использование концепции гипоарктического пояса (Юрцев, цит. соч.) требует расшифровки — были ли ландшафты тундровыми, лесотундровыми или северотаежными, так как для учета времени и условий миграций определенных таксонов через Берингию необходимо четкое представление о доминирующих ландшафтах, поэтому совершенно неслучайно представление Бискэ и Барановой о гипоарктическом поясе не согласуется с представлениями зоогеографов. В частности, Р. Хоффман считает, что в плиоцене происходили миграции из Азии в Америку обитателей степных и степеподобных ландшафтов. По данным Бискэ и Барановой, условий для остепнения в Берингии плиоценового времени не было, а в позднем плиоцене существовал Берингов пролив. Г. А. Евсеев и Е. В. Краснов, как и О. М. Петров, — специалисты по морским беспозвоночным — придерживаются мнения В. П. Сакса (1948), согласно которому в конце плиоцена Берингов пролив не только существовал, но и был значительно глубже, так как через него мигрировали кораллы, обитающие на глубинах 300—600 м. Другие берингиологи, например Хопкинс (Hopkins, 1967, и др.), считают, что пролив был мелководным. О. М. Петров допускает существование Берингова пролива в среднем плиоцене. По Ю. Б. Гладенкову, плиоценовый период (без более точного указания) существования Берингова пролива сыграл выдающуюся роль в миграции тихоокеанских видов в Атлантику вдоль северных побережий Америки, так как климат был теплее современного. Весьма вероятно, что этим объясняется и миграция ряда растений — обитателей морских побережий, которые в настоящее время имеют дизъюнкцию ареалов от п-ова Лабрадор до приберингийских районов (*Angelica gmelinii*, *Conioselinum chinense*, *Senecio pseudoarnica*, *Poa eminens*, *Ligusticum scoticum* s. l. и др.). Сведения о наличии Берингова пролива в позднем плиоцене противоречат представлением О. М. Петрова, который указывает на отсутствие морских отложений этого времени на северном побережье. В то же время, по А. С. Пуминову и др. (1972, 1973), отложения Вешкапской трансгрессии на границе плиоцен—плейстоцен обнаружены на северной Чукотке на современных высотах до 700 м над ур. м. Петров считает, что растительность и климат конца плиоцена были сходны с современными. Судя по другим данным, этого не было. Так, А. Ф. Фрадкина обнаружила в составе палинокомплекса верхнеплиоценовой континентальной толщи на р. Тнеквеем (бассейн р. Канчалан) представителей *Larix*, *Picea*, *Tsuga*, *Abies*, *Myrica*, *Osmunda*, *Pinus*, а также единичные полуэкзотические роды — *Comptonia*, *Carya* и др. Бискэ (1975) считает, что на Чукотке современных очертаний в позднем плиоцене существовали горная лесотундра и светлохвойная тайга. Наличие обширных пространств осушенного северного шельфа, по данным Бискэ и Барановой, совсем не увязывается с Вешкапской трансгрессией (по А. С. Пуминову и др., 1972, 1973), начало которой приходится на поздний плиоцен.

Из-за имеющихся стратиграфических неувязок исключительно важное значение должно отводиться абсолютным оценкам времени. В низовьях р. Анадырь А. А. Свиточ с сотрудниками получили термолюминесцентную датировку 736 ± 85 тыс. лет, которую они отнесли условно к позднему плиоцену. Они установили, что в это время здесь росли хвойные леса с примесью широколиственных пород. Эта датировка чрезвычайно важна, поскольку в последнее время наметилась четкая тенденция к повышению возраста слоев с пылью широколиственных пород. Возможно, что эта тенденция уже перешагнула тот предел осматриваемости при датировке вмещающих слоев, который возможен на основе самих спектров. Данные Свиточа и другие вполне в этом убеждают, тем более что отнесение ими полученной датировки к верхнему плиоцену действительно странно, так как по другим представлениям плейстоцен начался 1 млн. лет назад. По Свиточу и др., начало плейстоцена приходится на время приблизительно 0.5 млн. лет назад, по Бискэ (1975) — 0.7 млн. лет назад. Абсолютная оценка временных интервалов чрезвычайно важна, ибо дает возможность судить

о сроках эволюции таксонов. Напротив, относительные оценки такой возможности не дают. Если в дальнейшем подтвердится оценка начала плейстоцена 0.5—0.7 млн. лет, то это будет иметь весьма существенные последствия для систематиков-филогенетиков, которые вследствие этого изменят свои представления о длительности формирования и существования многих таксонов, в частности возникших во время материковых оледенений.

Накопленные к настоящему времени данные позволяют судить о том, что Берингия плиоценового времени была одним из центров формирования темнохвойной тайги. Таким образом, концепция А. И. Толмачева о горном южно-сибирском формировании темнохвойной тайги оказалась не конкурирующей с концепциями А. Н. Кристофовича, Р. В. Чэни и М. Г. Попова о ее северном происхождении, а дополняющей последние, т. е. тайга возникла полиотно. К этой мысли вплотную подошел А. П. Хохряков (1965) при анализе таежных археофитов. Большое количество современных викарирующих видов северо-восточной Азии и северо-западной Америки обязаны своим происхождением берингийской связи в плиоцене. Ниже приведены соответствующие примеры.

Северо-восточная Азия: *Picea ajanensis*, *Betula cajanderi* ssp. *minutifolia*, *Populus tremula*, *Ribes dikuscha*, *Rosa amblyotis*, *Mertensia kamtschatica*, *Geum aleppicum* ssp. *aleppicum*, *Cicuta virosa*, *Corydalis sibirica*, *Dryas grandis*, *Utricularia vulgaris* ssp. *vulgaris*, *Sorbus sambucifolia*.

Северо-западная Америка: *Picea sitchensis*, *Betula kenaica*, *Populus tremuloides*, *Ribes hudsoniana*, *Rosa nutcana*, *Mertensia paniculata*, *Geum aleppicum* ssp. *strictum*, *Cicuta mackenziana*, *Corydalis aurea*, *Dryas drummondii*, *Utricularia vulgaris* ssp. *macrorrhiza*, *Sorbus sitchensis*.

Совокупность имеющихся данных позволяет думать, что уже в неогене Берингия по ботанико-географическим, а следовательно, и по физико-географическим особенностям существенно отличалась от одношироотно расположенных смежных территорий и имела собственную зональность природных условий.

Плейстоцен. М. П. Гричук предполагает существование в нижнем плейстоцене сплошных евразийско-американских ареалов *Tsuga*, *Abies*, *Picea* секц. *Omorica* и др. Однако подтверждает ли это существование Берингии? На равных основаниях мы можем допускать и отсутствие связи между материками в это время, так как и теперь многие виды имеют такие же ареалы при открытом проливе.

С другой стороны, данные Гричук, а также других палинологов резко не согласуются с палеонтологическими данными. По последним, в Берингии нижнего плейстоцена господствовали суровые условия, существовала вечная мерзлота. Чтобы привести в соответствие данные по пыльце весьма теплолюбивых таксонов и по наличию плейстоценового комплекса млекопитающих, нужно представить себе чрезвычайно резкую смену условий обитания на небольшом протяжении с севера на юг. Возможно, что такой резкий градиент среды все-таки существовал. При этом теплолюбивые формы растений играли уже остаточную роль. Однако ясности в этом вопросе пока нет.

Весьма характерно следующее сопоставление палинологических данных. С. В. Кац и другие (1970) указали, что многочисленные находки теплолюбивых хвойных, обнаруживаемых совместно с пылью широколиственных деревьев в Приморской низменности (низовья Яны, Индигирки и Колымы), относились ими к нижнему плейстоцену по косвенным данным. Новые находки в фаунистически охарактеризованных слоях побудили их пересмотреть этот взгляд и считать теплолюбивую флору более древней. Однако позволительно спросить, какое преимущество имеют фаунистически охарактеризованные слои перед флористически охарактеризованными, если не получено радиометрических датировок? Фаунистическая характеристика означает обычно, что в исследуемых горизонтах найдены отдельные кости, определение которых (принадлежность к виду животных) и позволяет датировать горизонт биостратиграфически. В основу этого

метода заложены уже существующие представления о сменах комплексов животных, полученные на разрезах, принимаемых за эталоны (включающих несколько горизонтов). Этому методу присущи те же недостатки, что и палинологическому. Прежде всего он не дает действительных оценок возраста слоев. Затем на нем сильно сказывается результат перетолжений костей. Каждый, кто работал в Приморской низменности, знает, что разрозненные кости плейстоценовых животных вымываются из большинства приречных обрывов и разносятся водами рек. Это происходило многие тысячелетия, с тех пор когда общий уровень поверхности этой низменности был на десятки метров выше, чем теперь. Поэтому разрозненные кости не могут служить надежным индикатором смены палеогеографических условий при формировании вмещающих их слоев. Позднее теми же авторами (Н. Кац, С. Кац, 1973) было показано, что в нижнем плейстоцене границы 20 видов в бассейне р. Лены проходили в среднем на 6.6° севернее, чем теперь. Авторы рассчитали, что температура июля была там на 5.2° выше современной. Следовательно, и в восточносибирской Арктике было теплее. Кац Н. и С. Кац (1973, с. 122) предположили, что «в нижнеплейстоценовое время на месте р. Чукочей были озера и осоково-пушицевые болота с зелеными мхами среди елово-лиственничного леса с малиной, водосбором, водяникой, княженикой, брусникой и др.».

В то же время Р. Е. Гитерман (1973) привела данные (по тому же разрезу, что и супруги Кац), согласно которым в стратотипе олёрской свиты с р. Чукочей (относимой А. В. Шером к нижнему плейстоцену) преобладает пыльца недревесных растений. Олёрский комплекс животных ставится в параллель с комплексом Кейп-Десит с Аляски, отнесенным Гатри и Мэтьюзом к нижнему плейстоцену (европейский гюнц). Но в отложениях беринговской трансгрессии, относимой Д. Хопкинсом к нижнему плейстоцену Аляски, обнаружена пыльца теплолюбивых хвойных. Таким образом, данные по северо-восточной Азии и по Аляске свидетельствуют о том, что плейстоценовые млекопитающие, даже более поздние мамонты, могли обитать в ландшафтах типа лесотундровых, но представляющих лишь физиономический аналог современной лесотундры, так как наличие теплолюбивых хвойных предполагает и большое количество теплолюбивых травянистых и прочих низкорослых растений. Это и не должно казаться странным, ибо предки плейстоценовых холодостойких животных были выходцами из лесов.

Р. Е. Гитерман называет ландшафты приморских районов Сибири нижнего плейстоцена перигляциальными и считает, что причиной их формирования было усиление континентальности климата в связи с образованием ледового покрова Полярного бассейна. Однако мозаичность растительного покрова, на которую указывает этот автор, не превосходит таковую некоторых современных районов северо-восточной Азии, в частности Чукотки. Обезлесение полярных окраин суши произошло в связи с похолоданием, а не усилением континентальности климата, которое на севере обычно обуславливает обратный процесс — облесение. Современная тундровая зона, как известно, имеет муссонообразный климат.

Исследования Гитерман свидетельствуют о чрезвычайном сходстве реконструированного ею ландшафта с современным. Только присутствие пыльцы *Eurotia* указывает на несколько отличные от современных условия, но не является ли эта пыльца заносной?

Существенный вопрос — относятся ли данные Р. Е. Гитерман, а прежде всего А. В. Шера, действительно к нижнему плейстоцену? Думается, что представление о возрасте олёрской свиты еще может быть изменено, приближено к среднему плейстоцену. Еще в 1973 г. О. М. Петров писал, что имеется «больше оснований говорить о существовании Берингова пролива в течение большей части раннего и среднего плейстоцена» (с. 40). По его мнению, мост суши возникал только в начале среднего и в верхнем плейстоцене. Представления Петрова не способствуют пониманию межконтинентальных миграций животных (особенно, мышевидных) в раннем плейстоцене.

Нужно сказать, что нижний плейстоцен так и остается наименее понятным отрезком геологической истории Берингии. Многие авторы пытаются проводить параллели с ранними оледенениями Европы (гюнц и миндель), по которым существуют сведения и для территории Северной Америки. Но доказательств нижнеплейстоценовых оледенений в области Берингии нет, и это затрудняет интерпретацию развития ее биоты. А. В. Шер возродил термин Кобельта «Берингида», который должен обозначать палеогеографическую страну, простирающуюся от восточного Таймыра до устья Маккензи. По определению автора, Берингида охватывает прежде всего материковые шельфы и примыкающие к ним низменности Северо-Востока Азии и Аляски, т. е. соответствует Эоарктике А. И. Толмачева. Однако на приложенной карте к Берингиде отнесены и Чукотское нагорье, и бассейн Юкона, т. е. Берингия входит в Берингиду полностью, что уже не соответствует Эоарктике.

Шер показывает, что при понижении уровня моря на 50 м берингийское соединение материков всегда очень узкое, а площадь осушенного шельфа огромна. Эта площадь велика и тогда, когда уровень моря ниже современного только на 35 м и сухопутного соединения материков нет вовсе. Осушенные шельфы, по мнению Шера, были ареной становления плейстоценового комплекса животных. Шельфовые биоценозы «создавали постоянный потенциал континентального типа, который немедленно реализовался при соединении материков» (Шер, с. 230). Концепция Шера основана на том, что для возникновения специфического комплекса животных требовались обширная территория с однотипной средой, а также значительный интервал времени. Разумеется, оба эти условия были необходимы и для формирования арктического комплекса растений.

Шер полагает, что уже в плиоцене представители олёрской свиты являли собой слаженный комплекс. Формацию Кейп-Десит на Аляске Шер относит к плиоцену, что не находится в противоречии с данными о субарктических ландшафтах северной Берингии и открытым проливом, так как материковые шельфы были осушены (Бискэ, Баранова). Однако оставались ли они осушенными в нижнем плейстоцене — остается неясным, поскольку, по данным А. С. Пуминова и др. (1972, 1973), на севере Чукотки происходила мощная трансгрессия. Что же касается южной Чукотки, то, по данным В. П. Сакса (1948), в доледниковый отрезок квартера происходила трансгрессия, в результате которой отложились пески с морскими раковинами в горах хребта Русского. Раковины принадлежат холодноводным организмам, из чего делается вывод о воздействии арктических вод, т. е. об открытом Беринговом проливе. Возможно, что эта — самая мощная, по Хопкинсу, трансгрессия в плейстоцене — эйнанутская, которая имела место 250 тыс. лет назад, в начале среднего плейстоцена. Уровень моря на Аляске поднимался до 25 м. На восточной Чукотке, по Петрову, синхронные морские отложения (пинакульские) залегают на высоте 100—120 м над ур. м., что согласуется с уровнем морских отложений в хребте Русском. Море заливало, таким образом, всю Марковскую впадину на р. Анадыре. Петров отмечает, что до сих пор нет убедительных данных о существовании или отсутствии Берингова пролива в это время. Однако трудно ожидать, что будет доказано его отсутствие. Петров указывает также на лесотундровый характер спектров в соответствующих слоях, что свидетельствует о более высоких, чем современные, температурах накануне грандиозного оледенения.

Ранее (Hopkins, 1967) эйнанутская трансгрессия относилась к нижнему плейстоцену, к интервалу времени, синхронному европейскому межстадиалу гюнц—миндель, а длительность плейстоцена оценивалась им в 3 млн. лет, как и американскими палеонтологами (Хиббард и др., 1969). Теперь Хопкинс, очевидно, также оценивает начало плейстоцена порядка 0.5 млн. лет назад, поскольку доледниковые — эйнанутская и следующая коцебуская — трансгрессии происходили в интервале $320\,000 \pm 70\,000$ — $120\,000 \pm 70\,000$ лет назад, определенному по калий—аргону (Хопкинс). После коцебуской трансгрессии наступила регрессия моря — 135 м, со-

проводжаемая оледенением. Хопкинс коррелирует этот период со временем образования ледниково-морских среднекрестовских отложений, по Петрову. Непонятно, однако, как могли образоваться эти отложения на современной суше восточной Чукотки, если море далеко от нее отступило.

Крестовские слои, описанные Петровым как ледниково-морские, Хопкинс делит на три подсвиты. Нижняя соответствует коцебуским,² средняя — регрессии 135 м, а верхняя — первой фазе пелукской трансгрессии, разделенной теперь Хопкинсом на две фазы. Крестовская свита, по Петрову, характеризуется холодноводной фауной, но, как отмечают Евсеев и Краснов, это не согласуется с данными по палеотемпературам. Таким образом, говорить о согласии, достигнутом между американскими и советскими геологами по разбиравшимся вопросам, пока еще не приходится, хотя и найдены точки соприкосновения взглядов. Следует отметить, что максимальное (иллинойское) оледенение длилось, согласно Хопкинсу, 100 тыс. лет, а не 0.5 млн. лет, включая интерстадиалы, как это получается при оценке начала плейстоцена в 1 млн. лет назад.

На основе многочисленных литературных источников по палеогеографии северного полушария Земли мною составлена схема (см. рисунок), показывающая возможность миграций растений (и животных) в период максимального оледенения. В этот период сформировалась арктическая флора как зональный циркумполярный комплекс. Как показано на рисунке, циркумполярное кольцо суши делится на две части, которые можно назвать северопацифической и североатлантической дугами. Первая соответствует Эоарктике А. И. Толмачева (1932—1935) и Берингиде В. Кобельта (1903). Вторую часть целесообразно называть Мезоарктикой, противопоставляя ее Эоарктике как более гумидную часть циркумполярного арктического пояса, что было обусловлено влиянием Гольштрёма. Современные трансокеанические ареалы многих северных видов растений начали формироваться именно в период максимального оледенения. Миграции происходили по двум палеогеографическим дугам: яно-колымское междуречье — Аляска и Альпы — Лабрадор. В настоящее время здесь имеется около 100 видов, ареалы которых умещаются на территории названных дуг, включая соответствующие эндемики. В качестве примера назовем по 10 видов той и другой дуг.

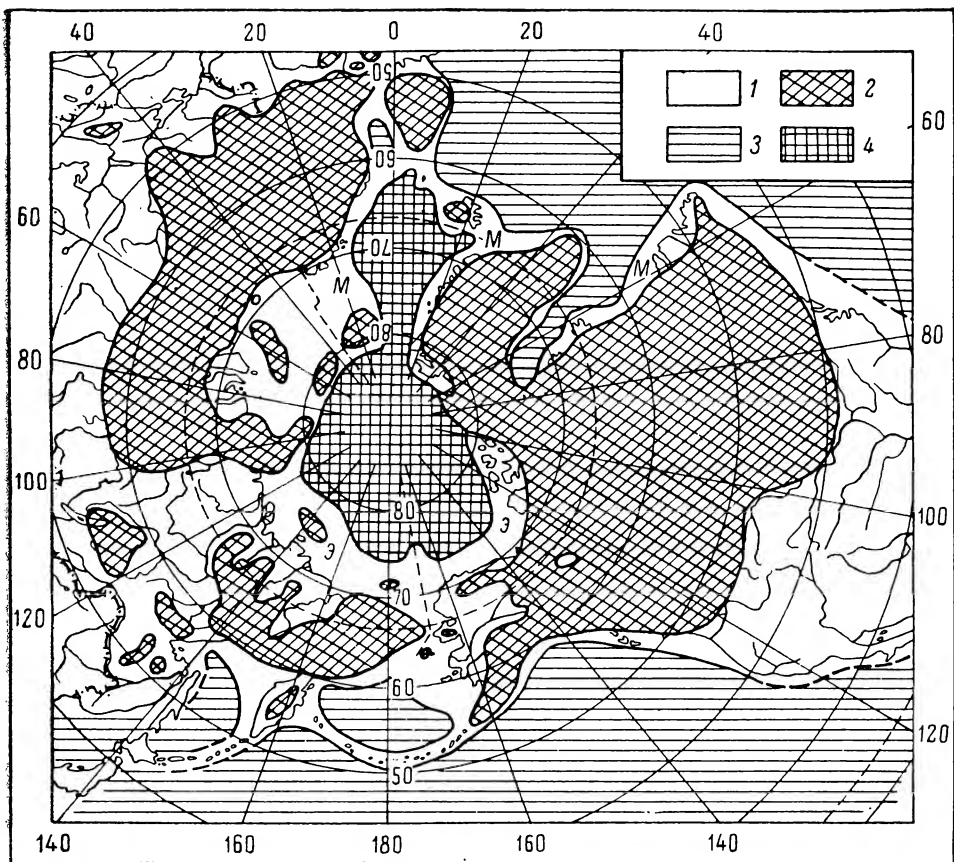
Северопацифическая дуга: *Selaginella sibirica*, *Carex lugens*, *C. podocarpa*, *Salix phlebophylla*, *S. fuscescens*, *Claytonia tuberosa*, *Merckia phytodes*, *Spiraea stevenii*, *Gentiana glauca*, *Artemisia glomerata*.

Североатлантическая дуга: *Lycopodium tristachyum*, *Carex rufina*, *C. paleacea*, *Salix herbacea*, *Saxifraga aizoon*, *S. aizoides*, *Potentilla chamissonis*, *Cassiope hypnoides*, *Bartsia alpina*, *Veronica alpina*.

Северопацифическая дуга является частью Мегаберингии в понимании Б. А. Юрцева. Однако последнее понятие мы считаем излишним, поскольку любая часть Земли составляет флористический мегаблок со смежными ее частями. О миграциях по трансокеаническим дугам свидетельствует также большое количество видов, широко распространенных на одном материке и едва заходящих на другой. В период максимального оледенения происходили интенсивные миграции животных и растений на север с гор южной Палеарктики, а также евразийские, в широтном направлении.

Интересные данные получены при изучении леммингов, являющихся индикаторами холодного климата (Яношши). Принимая раннеплейстоценовый возраст олёрской свиты, В. С. Зажигин приходит к выводу, что копытные лемминги были широко распространены уже в верхнем плиоцене, следовательно, сформировались они еще ранее. В европейской части СССР лемминговая фауна обнаружена в слоях, отлагавшихся не более 350 тыс. лет назад и накрытых днепровской мореной (Агаджанян). Этот автор указывает, что самые древние (гюнц II) формы копытных леммингов найдены в формации Кейп-Десит на Аляске, откуда лемминги

² Петров все крестовские слои коррелирует с коцебускими отложениями (морскими) Аляски.



Палеогеография северного полушария Земли в период максимального оледенения.
1 — суша, 2 — материковые льды, 3 — море, 4 — паковые льды, Э — Эоарктика, М — Мезоарктика.

распространялись на запад по перигляциальной зоне, простиравшейся до Европы в период максимального оледенения. В Берингиде, по Шеру, в это время были широко распространены холодостойкие животные, которые мигрировали на Аляску (овцебык, баран, копытный лемминг и др., в том числе и лось). Куртен считает, что в это же время через Берингию прошли на Аляску красные волки и львы. Куртен повысил возраст ранчолабрейского комплекса животных до периода иллинойского оледенения (0.4 млн. лет назад). Ранее этот комплекс датировался висконсинским оледенением (Repenning, 1967). Репеннинг указал, что ранчолабрейские иммигранты на Аляске представлены тундровыми и таежными животными. Точки зрения названных палеонтологов едва ли совместимы. И это должно служить предостережением исследователям, возлагающим большие надежды на фаунистически охарактеризованные слои.

В настоящее время Хопкинс считает, что Анадырский залив не осушался в период иллинойского оледенения, обеспечивая влагой для образования материковых льдов Чукотку и северо-западную Аляску. Эту точку зрения подтверждает датировка морских отложений на мысе Дионисия близ Анадыря 184+22 тыс. лет (Свиточ). Существование обширной акватории на юге Берингии свидетельствует об океаническом климате по крайней мере в южной ее части, что несовместимо с представлением о здешней тундро-степи. Однако данные Хопкинса нельзя считать надежными.

Пелукская (валькатленская, по Петрову) трансгрессия, последовавшая за максимальным оледенением, поднималась до 10.5 м выше современного уровня моря на Аляске (Хопкинс) и выше 30—35 м на азиатском побережье Берингова моря (Хорева). Климат был теплее современного.

Новые данные о берингийских трансгрессиях в кайнозойе ничего не говорят о тех мощных трансгрессиях в Азии, о которых писал Г. У. Линдберг. В частности, выводы о берингийских трансгрессиях не дают повода ставить вопрос — как попала в Байкал нерпа? В этой же связи можно отметить, что Сакс (1948) упоминал о находках раковин морского моллюска *Mytilus edulis* и моржового клыка на Вилюе. Если даже берингийские трансгрессии не имели отношения к «ленской» трансгрессии, то последняя имела отношение к Берингиде, так как при этом Берингида находилась под водой.

Остается неразрешенным вопрос о том, что происходило с обитателями Берингиды в периоды трансгрессий, поскольку в эти же периоды граница лесной растительности продвигалась к северу и, по ряду данных, достигала современного северного побережья, а шельфы затоплялись. Нельзя исключить того, что они приспосабливались к жизни в лесу. В этой связи следует упомянуть о представлении Р. Хоффмана о первичных и вторичных членах биомов. Так, россомеха, по Хоффману, первичный член таежного биома и вторичный — арктического и альпийского биомов. Хоффман считает, что из современных представителей фауны, населяющих Евразию и Америку и состоящих в большем или меньшем родстве, раньше всех пересекли Берингию степные и лесостепные виды, а также лесные. Он относит эти миграции к плиоцену или нижнему плейстоцену. Эти представления хорошо увязываются с ботаническими данными. Далее Хоффман пытается доказать, что в среднем плейстоцене в Берингии могли встречаться леса. Только гипотеза Хопкинса (Hopkins, 1972; Кожевников, 1977) согласуется с представлениями Хоффмана, но других, даже гипотетических свидетельств, подтверждающих существование лесов в Берингии, пока не имеется.

Зоогеограф Р. Гатри обосновывает свои доводы, используя представление о «тундро-степи», под которой он понимает объединенные «перигляциальные степи, лёссовые степи и все виды неальпийской тундры с преобладанием ксерофильных травянистых растений» (с. 296). В. С. Лафлин пишет, что на о. Умнак (Алеутские острова) есть «степи, поросшие вереском» (с. 499). Можно подумать, что в понятие «тундро-степь» включается все, что не является в тундровой зоне болотом. В таком смысле понятие «тундро-степь» не встречает возражений.

По всей вероятности, пресловутые «тундро-степи» Берингиды представляли собой травянистые группировки типа пионерных. Аналогичные группировки можно встретить на залежах, на терриконах. На больших площадях, занятых выбросами земснарядов, развиваются злаковые и полынные (*Artemisia vulgaris*) группировки, которые дают «тундро-степные спектры» и большую сезонную фитомассу. Подобная растительность по своим характеристикам соответствует пониманию растительности Берингиды сторонниками «тундро-степи».

Во время средневисконсинской трансгрессии (каргинское время) уровень моря, по Хопкинсу, оставался ниже современного. Ранее В. П. Сакс (1948) также полагал, что каргинская трансгрессия на северном побережье Сибири проявилась весьма слабо, так что Ляховские острова вовсе не подвергались затоплению, а, возможно, по-прежнему входили в материк. Однако о. Врангеля, по мнению данного автора, окончательно отделился от материка в это время. Море затопляло и низовья Анадыря. Сакс считал, что леса максимально продвинулись к северу в период отступления каргинского моря, когда усилилась континентальность климата.

Интересны данные А. А. Свиточа, согласно которым растительные остатки 20—30-метровой террасы у мыса Дионисия имеют возраст $27\,200 \pm 2200$ лет, а вмещающие их отложения $39\,000 \pm 4200$ лет. Эти данные явно свидетельствуют о происходивших переотложениях, хотя датировки произведены разными методами. В каргинских речных террасах обнаруживаются остатки мамонта, лошади, бизона и других представителей позднечетвертичной фауны. Но, поскольку обычно это — разрозненные кости,

а не целые скелеты животных, то подобные находки могут и не быть надежными маркерами соответствующих слоев. Разрозненные кости в рыхлых слоях, очевидно, могли переотлагаться в течение тысячелетий, как это прослеживается и в наше время. Переотложение, по-видимому, является фактором плохой или сомнительной стратиграфической корреляции отложений Европы, Азии и Америки. Становится все более очевидным, что только абсолютные датировки внесут ясность в биогеографические корреляции.

Еще недавно палеонтологические данные связывались с эколого-географическими и на этой основе делались заключения о путях и времени миграций. Биогеографический метод не устарел и поныне. Однако проведенные генетические исследования (Воронцов, Ляпунова; Надлер, Хоффман, Воронцов, Сукерник; Анбиндер) привели к пересмотру некоторых прежних представлений, полученных при использовании экогеографического принципа. Эти исследования основаны на неподверженности кариотипов конвергенции и на том, что эволюция кариотипов интерпретируется весьма однозначно. Генетические данные показывают степень родства организмов и направленность миграций, но для понимания истории расселения под них должна быть подведена палеогеографическая, в частности палеонтологическая, база.

Во время последнего (сарганского) оледенения обстановка на мосту суши несколько отличалась от обстановки во всей Берингиде. Об этом свидетельствует широкое распространение в Берингиде шерстистого носорога, который не проник на Аляску. Шер полагает, что дело тут не в пищевом факторе, а в каких-то еще неясных особенностях экологии этого носорога.

В сборнике представлены также данные по южным пределам распространения животных в ледниковые эпохи (Кальке; Куртен). Два важных вывода следует из статей этих авторов, а также Х. Тобины. Первое — животные плейстоценового комплекса распространялись в восточной Азии от Берингии до Гималаев. Второе — комплекс этих животных был неоднородным на севере и на юге. Проблема гибели этих животных должна решаться не только для Берингии, но, видимо, в глобальном масштабе. Известно, что еще Ч. Дарвин столкнулся с этой проблемой в Южной Америке. Не смогли уцелеть в голоцене многие роды и виды млекопитающих Северной Америки (Хиббард и др., 1969). Все это важно в том смысле, что причины вымирания в одной области могут не соответствовать таковым в другой области. В Берингии основной причиной вымирания животных считается увеличение заболоченности ландшафта. Разумеется, все эти предположения имеют прямое отношение к исторической географии растений и мы должны их учитывать.

Новые данные палеонтологов в значительной мере подтверждают прежние (например, Э. Вангенгейм, 1967) и способствуют пониманию флорогенетических связей Арктики и районов Южной Сибири, а также гор Средней и Центральной Азии. В настоящее время известны весьма многочисленные ареалогические связи названных регионов (*Potentilla biflora*, *Stellaria irrigua*, *Sibbaldia procumbens*, *Arenaria capillaris*, *Juncus lechnaultii* и др.). Еще более многочисленны эти связи на уровне близкородственных видов. Один из характернейших кустарничков Арктики *Diapensia lapponica* s. l. имеет ближайших родственников в Гималаях, где существует несколько видов этого монотипного рода. Любопытно то, что различаемые в ранге видов или подвидов притихоокеанская и приатлантическая расы *Diapensia lapponica* s. l. своим современным распространением соответствуют Мезо- и Эоарктике (см. рисунок), с дифференциацией которых следует связывать обособление этих рас. Совсем недавно родственные отношения восточночукотско-аляскинского эндемика *Stellaria dicranoides* (Cham. et Schlecht.) Fenzl были непонятны. И лишь при обработке центральноазиатских представителей рода *Stellaria* автор с изумлением обнаружил, что *S. dicranoides* едва отличается от монгольской *S. pulvinata* Grub. Подобные примеры позволяют присоединиться к мнению палеон-

тологов и зоогеографов о том, что в периоды оледенений на пространствах от Монголии до Арктики во внутренних районах Сибири господствовала низкорослая степеподобная растительность, а лесная растительность была приурочена лишь к благоприятным локальным условиям. Однако в периоды межледниковий лесная растительность выходила из убежищ и очень быстро распространялась радиально.

С. Я. Сергин и М. С. Щеглова рассчитали некоторые климатические показатели в период максимального похолодания верхнечетвертичного времени. По их данным, на 80-й параллели в Берингии температура июля была 8°, января — 39° при годовой —15° и амплитуде годового хода 24°. Осадков же здесь выпадало 210 мм в год, из них зимой — 30 мм. Эти данные вовсе не говорят о высокой континентальности климата. Если сравнить их с современными данными, то приведенные показатели свидетельствуют о субконтинентальных условиях. В центре Чукотского п-ова, по данным названных авторов, июльская температура была 9°, а количество годовых осадков — 290 мм. При этих условиях не могли сформироваться ледники (которые оставили здесь морены), поскольку рельеф в этой части Чукотки низкогорный.

Анадырский залив в сартанское время осушался, о чем свидетельствует состав ископаемых диатомовых водорослей на современных глубинах 150—180 м. Диагомеи представлены здесь неритическими видами, т. е. обитавшими на глубинах 0—25 см (Жузе, 1967).

На западной Чукотке, по мнению Ложкина, растительность в сартанское время существенно изменялась, но ее видовой состав сохранялся. По многочисленным данным, там не исчезала полностью древесная растительность. Томская пришла к выводу, что в доголоценовое время тундры на севере Якутии не были распространены шире, чем теперь.

В сартанский период происходил заключительный этап миграций растений через Берингию. Нами освещены особенности американских мигрантов в Азию (Кожевников, 1976, 1977), сведения о которых теперь пополнились. Не исключено, что некоторые сартанские мигранты к настоящему времени выпали из состава флор Аляски и северо-восточной Азии. Ниже приведен перечень берингийских мигрантов сартанского времени.

Азиатский элемент Аляски: *Cardamine microphylla*, *Primula borealis*, *P. sibirica*, *Agrostis trinii*, *A. clavata*, *Potentilla biflora*, *P. elegans*, *P. stipularis*, *Saussurea nuda*, *Senecio atropurpureus*, *Taraxacum lateritium*, *Pedicularis oederi*, *P. parviflora*, *P. verticillata*, *Festuca altaica*, *Carex lugens*, *C. eleusinoides*, *Anemone sibirica*, *Poa malacantha*, *Calamagrostis holmii*, *C. arctica*, *Hedysarum obscurum*, *Luzula tundricola*, *L. rufescens*, *Trisetum sibiricum* ssp. *litoralis*, *Koeleria asiatica*, *Puccinellia hauptiana*, *Phlox sibirica*, *Linnaea borealis*, *Chrysanthemum bipinnatum*, *Polemonium boreale*, *P. acutiflorum*, *Viola biflora*, *Corydalis arctica*, *Draba borealis*, *Cnidium cnidiifolium*, *Saxifraga serpyllifolia*, *S. nelsoniana*, *S. nudicaulis*, *Spiraea stevenii*, *Silene repens*, *Androsace ochotensis*, *Novosieversia glacialis*, *Oxygraphis glacialis*.

Американский элемент северо-восточной Азии: *Cardamine digitata*, *Primula egaliksensis*, *Agrostis scabra*, *Potentilla rubricaulis*, *P. vahliana*, *Melandrium triflorum* (о. Врангеля), *Saussurea angustifolia*, *Senecio frigidus*, *S. kjellmannii*, *S. hyperborealis*, *Taraxacum phymatocarpum*, *T. hyparcticum*, *Pedicularis langsdorffii*, *Arenaria longipedunculata*, *Anemone parviflora*, *Poa hartzii* (о. Врангеля), *P. jordalii* (о. Врангеля), *Hedysarum mackenzii*, *H. americanum*, *Bromopsis pumPELLIANUS* ssp. *villosissimus*, *Arnica frigida*, *A. angustifolia*, *Antennaria monocephala* ssp. *angustata*, *A. compacta*, *Eriogon compositus*, *Papaver macounii*, *Dodecatheon frigidum*, *Chrysosplenium rosendahlII* (о. Врангеля), *Oxytropis borealis*, *Draba arctogena*, *Castilleja elegans*, *Saxifraga nelsoniana* ssp. *porsildiana*, *Gentiana propinqua*, *Solidago multiradiata*, *Dendranthema integrifolium*, *Arabidopsis mollis*, *Torularia humilis* ssp. *arctica*, *Salix brachycarpa* ssp. *niphoclada*, *Polygonum alascanum*, *Aconitum delphinifolium* ssp. *chamissonianum*.

Радиометрические датировки, приведенные в сборнике «Берингия в кайнозое»

Время	Абсолютный возраст	Авторы	Примечание
Современное	2700—2500	Ложкин	Растительность Зап. Чукотки близка современной.
	4500	Ложкин	Конец климатического оптимума.
Суббореальное	4730±120	Карташева	Деградация лесной растительности в низовьях Яны и Омолоя.
	7060±200	Свиточ	Близ мыса Дионисия растительность типа современной.
Начало климатического оптимума	8000	Ложкин	На Зап. Чукотке редкостойные лиственные леса.
	8800—7800	Лафлин	Заселение человеком юго-западного выступа Берингской суши.
	12960±190	Банди	Возраст бивня мамонта с о. Св. Лаврентия и, следовательно, — существовавшая сухопутной связи острова, по крайней мере, с Аляской.
Начало нижнеголоценового потепления	13000—12500	Ложкин	На Зап. Чукотке растительность, близкая к современной.
	13700±400	Ложкин	Мамонт в Берелехе.
Сартанское (первая половина)	19000±1100	Ложкин	Небольшое потепление (район Пенжинской губы).
Начало сартанского	22000 или несколько ранее	Ложкин	В бассейне Индигирки росли деревья.
Каргинское межледниковье	25000	Хопкинс	Конец средневисконсинской трансгрессии.
	27200—2200	Свиточ	Растительная труха на 20—30-метровой террасе близ мыса Дионисия.
	29600±1400	Ложкин	Потепление, на Зап. Чукотке березовые лиственные леса с ольховником, возможно, с <i>Picea obovata</i> и <i>Pinus sylvestris</i> .
Поздний плейстоцен (по представлениям авторов)	31500±850	Свиточ и др.	В нижеанадырской низменности кустарниковые и кустарничковые тундры.
	33000	Ложкин	Похолодание на Зап. Чукотке.
	35000—38000	Ложкин	Потепление?
	37000	Ложкин	Похолодание.
	39000±1200	Свиточ	Мелководная лагуна близ мыса Дионисия.
	40000	Хопкинс	Начало средневисконсинской трансгрессии.
	45000—41000	Ложкин	Максимальное потепление, граница леса продвинулась к северу более, чем на 100 км.
Зырянское оледенение	51000±4800	Свиточ	Близ мыса Дионисия отлагались ледниковые слои.
Казанцевское	66700±7400	Свиточ	Пляжевые образования террасы 50—60 м близ мыса Дионисия.
	100000	Хопкинс	Пелукская трансгрессия.
	120000±70000	Хопкинс	Возраст лавы над кокебускими (морскими) отложениями.
	184000±22000	Свиточ	Близ мыса Дионисия отлагались морские слои.
	30600±34000	Агаджанян	Лемминговая фауна под днепровской мореной на р. Оке близ г. Чекалин.
	320000±70000	Хопкинс	Возраст лавы под эйнанутскими (морскими) отложениями.

Время	Абсолютный возраст	Авторы	Примечание
Ранний—средний плейстоцен	366000 \pm 42000	Свиточ и др.	На р. Осиновой (анадырской) безозовые редколесья с ольхой; заросли кустарниковых берез и ольхи.
Поздний (?) плиоцен	736000 \pm 85000	Свиточ и др.	В нижнеанадырской низменности смешанные леса с участием тсуги, пихты, нескольких видов ели.

Примечание. Время (1-я графа) относится к данным по абсолютному возрасту, помещенным во второй графе.

Возможно, что к американскому элементу флоры Чукотки следует добавить виды, сформировавшиеся на Аляске, но до сих пор не расширившие свои ареалы на восток, т. е. в сущности являющиеся амфиберингийскими, хотя чукотская часть их ареала явно вторична (*Erigeron alascanus*, *Podistera macounii*, *Smelowskia porsildii* и др.). Как следует из приведенного выше перечня, оба элемента почти равновелики и, следовательно, существующее представление о перевесе мигрантов из Азии в Америку ошибочно.

Сартанский период ознаменовался заселением Америки человеком. Не поступило новых данных, которые подтверждали бы гипотезу Мюллер-Бека о проникновении человека в Америку в начале сартанского периода, т. е. 20—23 тыс. лет назад, когда между кордильерским и лаврентийским ледовыми щитами оставался «коридор», по которому прошли на юг прамонголоиды — предки североамериканских индейцев. Любопытно, что вместе с людьми мигрировала по этому коридору и *Saxifraga flagellaris* s. l. Когда сомкнулись ледовые щиты и территория современных США оказалась изолированной с севера на период 10—15 тыс. лет, эволюция человеческой популяции на данной территории привела к образованию расы североамериканских индейцев; в это же время популяция *Saxifraga flagellaris* s. l. сформировалась в особый подвид — ssp. *cron dallii* Hult.

Монголоиды появились в Америке в конце сартанского времени (Банди; Лафлин; Василевский). Весьма любопытно предположение Р. С. Василевского о проникновении людей на Аляску по маршруту Хоккайдо—Курильские острова—Камчатка и далее вокруг Берингова моря. Не исключено, что продвижение людей могло идти напрямик через Командоро-Алеутскую гряду. Такое предположение весьма согласуется с распространением большого числа видов растений (*Streptopus amplexifolius*, *Fritillaria kamtschatcensis*, *Cassiope lycopodioides*, *Heracleum lanatum*, *Ligusticum scoticum*, *Epilobium sertulatum*; *E. glandulosum*, *Viola langsdorffii*, *Listera cordata*, *Veronica stelleri*, *Plagiobothrys orientalis*, *Geranium erianthum*, *Iris setosa*, *Vahlodea atropurpurea* и др.).

В заключение отметим, что новые данные о Берингии, полученные в одних отраслях знания, дали толчок некоторым исследователям других отраслей для быстрого пересмотра своих прежних представлений, что особенно проявилось в зоогеографии (Чернявский). Это доказывает то, что берингиология стала теперь цельной наукой, а не просто сочетанием разных наук, занятых родственными проблемами. Вместе с тем это показывает, что некоторые представления о событиях в Берингии еще не достигли той завершенности, чтобы на них можно было уверенно опереться. Накопление радиометрических датировок позволяет надеяться, что определение абсолютного возраста слоев идет на смену биостратиграфическому методу. События и обстановка в Берингии различных периодов расшифровываются не по разным составляющим, а как цельная картина, в которую берингиологи многих специальностей добавляют свои мазки.

- Баргхоорн Э. С. 1969. Количественная оценка последовательных изменений кайнозойских флор Северной Америки как ключ к палеоклиматам. В кн.: Проблемы палеоклиматологии. М.
- Белый В. Ф., И. М. Сперанская, Е. К. Устиев. 1970. Меловая система. Охотско-Чукотский вулканогенный пояс. В кн.: Геология СССР, 30. М.
- Берингия в кайнозое. 1976.
- Бискэ С. Ф. 1975. Палеоген и неоген крайнего северо-востока СССР.
- Буданцев Л. Ю. 1970. Некоторые проблемы изучения флоры Арктики эпохи раннего кайнозоя. В кн.: Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. Л.
- Бычков Ю. М., А. П. Васильевский, А. А. Николаев, К. В. Паракедов, И. В. Полуботко, Г. Г. Попов, Г. П. Терехова, В. А. Титов. 1970. История геологического развития. В кн.: Геология СССР, 30. М.
- (Вангенгейм Э. А.) Vangengeim E. A. 1967. The effect of the Bering Land Bridge on the quaternary mammalian faunas of Siberia and North America. In: The Bering Land Bridge. Stanford.
- Гитерман Р. Е. 1973. Палинологическая характеристика нижнеплейстоценовых отложений в нижнем течении р. Колымы. Тр. Междунар. палинолог. комис., 3. (Жузе А. П.) Jouse A. P. 1967. Diatom floras and the history of Ochotsk and Bering Seas. In: The Bering Land Bridge. Stanford.
- Кац Н. Я., С. В. Кац. 1973. Плейстоценовые флоры р. Чукочьей, впадающей в Колымский залив Восточно-Сибирского моря. В кн.: Проблемы биогеоц., геобот. и бот. географии. Л.
- Кац С. В., Н. Я. Кац, Р. Е. Гитерман, А. В. Шер. 1970. О нижнеплейстоценовой флоре восточной части Приморской низменности. В кн.: Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. Л.
- Кобельт В. 1903. Географическое распределение животных в холодном и умеренном поясах северного полушария.
- Кожеников Ю. П. 1976. Американский флористический элемент на Чукотке. В кн.: Ареалы растений флоры СССР, 3. Л. — 1977. Критический обзор данных, касающихся проблемы флорогенеза Чукотки. Бот. ж., 62, 3.
- Красилов В. А. 1973. Роль берингийских связей в формировании кайнозойской флоры Восточной Азии и Северной Америки. В кн.: Берингийская суша и ее значение для развития гларктических флор и фаун в кайнозое. Хабаровск.
- Криштофович А. Н. 1938. История флоры Палеарктики в течение неогена на основании палеонтологических данных. В кн.: Проблема реликтов во флоре СССР (тезисы), 1. Л. — 1958. Происхождение флоры ангарской суши. В кн.: Мат. по истории флоры и растит. СССР, 3. Л.
- Пуминов А. С., Ю. П. Десятенко, В. С. Ломаченков. 1972. Неотектоника, палеогеография и процессы россыпеобразования на севере Чукотки в кайнозое. В кн.: Новейшая тектоника и палеогеография советской Арктики в связи с оценкой минеральных ресурсов. НИИГА. Л. — 1973. Позднекайнозойская история побережья Чукотского моря и Чукотского шельфа в связи с формированием россыпей. В кн.: Геология моря, 2. НИИГА. Л.
- Сакс В. П. 1948. Четвертичный период в советской Арктике.
- Самылина В. А. 1974. Раннемеловые флоры северо-востока СССР. Комаровские чтения, 27.
- Тахтаджян А. Л. 1957. К вопросу о происхождении умеренной флоры Евразии. Бот. ж., 42, 11. — 1961. Происхождение покрытосеменных растений.
- Терехова Г. П. 1970. Меловая система. Охотская складчатая область. В кн.: Геология СССР, 30. М.
- Толмачев А. И. 1932—1935. Флора центральной части Восточного Таймыра. Тр. Полярн. комис. 8.
- Хиббард К., Д. Рей, Д. Сэвидж, Д. Тейлор, Дж. Гилдей. 1969. Зоогеография и эволюция. В кн.: Четвертичный период в США, 2. М.
- Хохряков А. П. 1965. Археофиты и неморальный комплекс во флоре тайги. Бот. ж., 50, 2.
- Чэни Р. В. 1968. Третичные флоры северного обрамления Тихого океана и связь их с климатом. В кн.: Проблемы палеоклиматологии. М.
- Юрцев Б. А. 1966. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. Комаровские чтения, 19.
- Норкис D. 1967. The cenozoic history of Beringia — a synthesis. In: Bering Land Bridge, Stanford. — 1972. The paleogeography and climate history of Beringia during late cenozoic time. Inter-Nord, 12.
- Li H. L. 1952. Floristic relationships between E. Asia and E. North America. Trans. Amer. Philos. Soc., 42, 2.
- Repenning Ch. A. 1967. Palearctic — Nearctic mammalian dispersal in the late cenozoic. In: The Bering Land Bridge. Stanford.
- Wolf J. A., E. B. Leopold. 1967. Neogene and Early Quaternary vegetation of northeastern America and northeastern Asia. In: The Bering Land Bridge. Stanford.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 582.683.2

В. В. Бочанцева

НОВЫЙ РОД *GALITZKYA* V. BOZANTZEVA (*CRUCIFERAE*)V. BOZANTZEVA. THE NEW GENUS *GALITZKYA*
V. BOZANTZEVA (*CRUCIFERAE*)

Описывается новый род *Galitzkya* V. Bocz., включающий три вида: *G. spathulata* (Steph. ex Willd.) V. Bocz. (тип рода), *G. macrocarpa* (Iconn.-Galitz.) V. Bocz. и *G. potaninii* (Maxim.) V. Bocz., распространенных в Северном Казахстане, Монголии и Западном Китае. Ранее эти виды числились в роде *Berteroa* DC.

Galitzkya V. Boczantzeva gen. nov. (*Cruciferae* Juss., *Alysseae* Hayek). — Suffruticuli 5—25 cm alti stellato-pilosi. Caudex simplex vel ramosus. Caules floriferi numerosi, raro solitarii simplices erecti, vix foliosi. Folia radicalia orbiculato-spathulata, late spathulata, spathulata, oblongo-spathulata acutata integerrima, in petiolum sat longum sensim angustata. Folia caulina oblongo-spathulata, lineari-spathulata, oblonga, acutata, integerrima, breviter petiolata. Inflorescentia racemosa compacta fructificatione aucta, pedicellis fructiferis elongatis. Calyx patens, sepalis oblongis vel ellipticis, lateribus ac apice paleaceo-marginatis, interioribus basi vix sacculatis. Petala alba vel flava, cuneiformia, in unguem sensim attenuata, rarius late obovata vix unguiculata, apice sinu profundo (ad 1/4 petali) praedita. Filamenta exalata, teretia ad basin staminum omnium vel breviorum leviter, intus magis dilatata. Antherae oblongae, dimidiatae. Glandulae nectariferae laterales semilunares convexae ad stamina breviora biniae. Siliculae glabrae vel sparse stellato-pilosae, orbiculares vel late ellipticae, apice basique acutatae, planae vel subconvexae, stylo persistente, stigmate capitato. Semina applanata, late elliptica vel suborbiculata, ala paleacea lata anulatim circumcincta, in parte siliculae superiore in loculo quoque 3—7 disposita. Embryo pleurorrhizus.

Т и п у с: *Galitzkya spathulata* (Steph. ex Willd.) V. Boczantzeva.

A *Berteroa* DC. [typus — *B. incana* (L.) DC.] habitu suffruticuloso, pubescentia stellata, caulibus floriferis non ramosis vix foliosis, foliis radicalibus orbiculari-spathulatis, late spathulatis vel spathulatis, caulinis oblongo-spathulatis vel lineari spathulatis, sepalis interioribus basi vix sacculatis, filamentis exalatis basi dilatatis, glandulis nectariferis semilunaribus convexis versus stamina longiora nec protractis, siliculis orbicularibus vel late ellipticis, glabris vel sparse stellato-pilosis, seminibus ala paleacea lata anulatim circumcinctis differt. A *Hormathophylla* Cullen et Dudley [typus — *H. reverchonii* (Degen et Hervier) Cullen et Dudley] sepalis interioribus basi vix sacculatis, petalis cuneiformibus vel late obovatis apice sinuatis, filamentis basi dilatatis, glandulis nectariferis semilunaribus convexis nec conicis, seminibus ala paleacea latiore anulatim circumcinctis differt. Ab *Aurinia* Desv. [typus — *A. saxatilis* (L.) Desv.] caulibus floriferis non ramosis, foliis radicalibus orbiculari-spathulatis, late spathulatis, spathulatis, semper integerrimis, petalis apice profunde sinuatis, glandulis nectariferis semilunaribus convexis versus stamina longa non conniventibus, seminibus ala paleacea latiore anulatim circumcinctis differt.

Species 3, Kazachstaniae borealis, Chinae occidentalis et Mongoliae incolae.

Полукустарнички 5—25 см высоты с простым или разветвленным каудексом, опушенные звездчатыми волосками. Цветоносные стебли многочисленные, редко одиночные, простые, прямостоячие, слабо облиственные. Прикорневые листья округло-лопатчатые, широколопатчатые, лопатчатые, продолговато-лопатчатые, заостренные, цельнокрайные, суженные в довольно длинный черешок. Стеблевые листья продолговато-лопатчатые, линейно-лопатчатые, продолговатые, заостренные, цельнокрайные, короткочерешковые. Соцветие — плотная кисть, разрастающаяся при плодах; цветоножки при плодах удлиняются. Чашечка открытая, чашелистики продолговатые или эллиптические, с боков и сверху пленчатогоаймленные, внутренние в основании с очень небольшими мешками. Лепестки белые или желтые, клиновидные, постепенно оттянутые в ноготок, реже широко-обратнойцевидные с небольшим ноготком; на верхушке с глубокой выемкой, примерно на $1/4$ длины лепестка. Тычиночные нити бескрылые, в сечении вальковатые, немного расширенные к основанию, либо у всех тычинок, либо только у коротких; расширение, направленное внутрь цветка, обычно более значительно. Пыльники продолговатые, разделенные на $1/2$. Боковые медовые железки полулунные, выпуклые, по 2 возле каждой короткой тычинки. Стручочки голые или рассеянно опушенные звездчатыми волосками, округлые или широкоэллиптические, вверху и внизу заостренные, плоские или немного выпуклые, с остающимися столбиком и головчатым рыльцем. Семена уплощенные, широкоэллиптические или почти округлые, с кольцевым широким пленчатым крылом, расположенные в верхней части стручочков по 3—7 в гнезде. Зародыш краекорешковый.

Тип: *Galitzkya spathulata* (Steph. ex Willd.) V. Boczantzeva.

От *Berteroa* DC. [тип — *B. incana* (L.) DC.] отличается жизненной формой (полукустарнички); звездчатыми волосками опушения; не ветвящимися, слабо облиственными цветоносными стеблями; округло-лопатчатыми, широколопатчатыми, лопатчатыми прикорневыми листьями; продолговато-лопатчатыми, линейно-лопатчатыми стеблевыми листьями; внутренними чашелистиками, имеющими в основании небольшие мешки; бескрылыми, расширенными в основании тычиночными нитями; полулунными выпуклыми медовыми железами; широкоэллиптическими или округлыми стручками, голыми или рассеянно-опушенными звездчатыми волосками; семенами с кольцевым широким пленчатым крылом. От *Hormathophylla* Cullen et Dudley [тип — *H. reverchonii* (Degen et Hervier) Cullen et Dudley] отличается внутренними чашелистиками, имеющими в основании небольшие мешки; клиновидными или широко-обратнойцевидными лепестками с выемкой на верхушке; тычиночными нитями, расширенными в основании; полулунными выпуклыми, но не коническими медовыми железами; семенами с кольцевым, более широким пленчатым крылом. От *Aurinia* Desv. [тип — *A. saxatilis* (L.) Desv.] отличается не ветвящимися цветоносными стеблями; округло-лопатчатыми, широколопатчатыми, лопатчатыми, всегда цельнокрайными прикорневыми листьями; лепестками с глубокой выемкой на верхушке; полулунными, выпуклыми, не смыкающимися у длинных тычинок медовыми железами; семенами с кольцевым, более широким пленчатым крылом.

В роде три вида, распространенных в Северном Казахстане, Монголии и Западном Китае.

Род назван в честь Н. П. Иконникова-Галицкого (1892—1942), который еще в 1936 г., описывая *Berteroa macrocarpa* Iconn.-Galitz., высказал предположение о том, что три рассматриваемых нами вида принадлежат к особому роду.

1. Прикорневые листья 0.8—3.5 см дл. и 0.3—1.2 см шир. Цветки белые. Стручочки округлые, немного выпуклые, голые, 0.3—0.7 см в диаметре. Семена по 3—4 в гнезде 1. *G. spathulata* (Steph. ex Willd.) V. Bocz.
- + Прикорневые листья обычно крупнее. Цветки белые или желтые. Стручочки широкоэллиптические, вверху и внизу заостренные, плоские, рассеяно опушенные, более крупные. Семена по 6—7 в гнезде 2
2. Прикорневые листья округло-лопатчатые, широколопатчатые, 2—9 см дл. и 1—3 см шир. Цветки белые. Стручочки до 2 см дл. и 1.2 см шир. 2. *G. macrocarpa* (Iconn.-Galitz.) V. Bocz.
- + Прикорневые листья лопатчатые и продолговато-лопатчатые, 1.5—4.5 см дл. и 0.5—1.0 см шир. Цветки желтые. Стручочки до 1.2 см дл. и 0.8 см шир. 3. *G. potaninii* (Maxim.) V. Bocz.

1. *Galitzkya spathulata* (Steph. ex Willd.) V. Boczantzeva comb. nov. — *Alyssum spathulatum* Steph. ex Willd., 1800, Sp. Pl. 3, 1 : 465. — *Berteroa spathulata* (Steph. ex Willd.) C. A. Mey. 1831, in Ledeb. Fl. Alt. 3 : 481; Н. Буш, 1931, Фл. Сиб. Дальн. Вост. 6 : 569, рис.; он же, 1939, Фл. СССР, 8 : 339; Шерматов, 1974, Опред. раст. Ср. Азии, 4 : 160; Küpfer, 1974, Boissiera, 23 : 197. — *Hormathophylla spathulata* (Steph. ex Willd.) Cullen et Dudley, 1965, Feddes Repert. 71, 1—3 : 226.

Т и п: In montibus Altaicis, Sibiriae (B), изотип (LE).

Р а с п р о с т р а н е н и е: северный Казахстан (от рек Илек, Эмба и Мугоджарских гор до Алтая).

2. *Galitzkya macrocarpa* (Iconn.-Galitz.) V. Boczantzeva comb. nov. — *Berteroa macrocarpa* Iconn.-Galitz. 1937, Тр. Бот. Инст. АН СССР, сер. 1 (Фл. и сист. высших раст.), 3 : 189, фиг. 1; Грубов, 1955, Консп. фл. МНР : 155. — *Hormathophylla macrocarpa* (Iconn.-Galitz.) R. Kam. 1973, Флороген. анализ естеств. фл. горн. Ср. Азии : 267.

Т и п: Mongolia centralis. Гобийский Алтай, гора Баин-цаган. В трещинах скал, в тени, 4 VIII 1931, п° 3802, цв. и пл., Н. П. и В. А. Иконниковы-Галицкие (LE).

Р а с п р о с т р а н е н и е: Монголия (горы Гобийский Алтай и Заалтайский Гоби).

3. *Galitzkya potaninii* (Maxim.) V. Boczantzeva comb. nov. — *Berteroa potaninii* Maxim. 1880, Bull. Acad. Sci. Petersb. 26 : 422; ejusd. 1880, Mém. Biolog. 10, 3—4 : 570; ejusd. 1889, Enum. pl. Mongolia, 1 : 49, tab. II, fig. 5—12.

Л е к т о т и п: Mongolia borealis. Thian-schan orientalis. Nan-schan-kou, in rupibus, 7 VI 1877, fl. et fr. immat. G. N. Potanin (LE).

Р а с п р о с т р а н е н и е: Западный Китай.

К. И. Максимович, описывая этот вид, сообщил его сокращенную этикетку: «Mongolia, Thian-schan orientalis (Potanin, 1877)». В Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР хранятся растения Г. Н. Потанина 1877 г., подписанные К. И. Максимовичем как *Berteroa potaninii* Maxim., однако они собраны в разное время в двух различных пунктах. Следовательно, должен быть выбран лектотип. Им избрано растение с приведенной выше подробной этикеткой.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.5 : 582.29 (282.273.3)

И. И. Макарова, А. Е. Катенин

ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
ЛИШАЙНИКОВ НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ р. АМГУЭМЫI. I. MAKAROVA, A. E. KATENIN. ECOLOGICAL
AND PHYTOCOENOLOGICAL CHARACTERISTICS OF LICHENS
AT THE LOWER REACHES OF AMGUEMA RIVER

Приводится аннотированный список наиболее часто встречающихся лишайников (80 видов), собранных при геоботанических исследованиях в нижнем течении р. Амгуэмы (северо-запад Чукотского п-ова). Даются сведения о приуроченности лишайников к различным типам местообитаний и растительным сообществам. Выявленные виды лишайников распределены по экологическим группам.

Материал для статьи собран геоботаником А. Е. Катениным в 1973 г. во время геоботанического обследования нижнего течения р. Амгуэмы по программе односезонных полустационаров (Катенин, 1974). Поскольку лишайники собирались только к геоботаническим описаниям, несомненно, что лишенофлора выявлена неполностью, особенно в отношении накипных форм, а некоторые легко определяемые в поле виды при этом в гербарий не брались. Однако наличие списков видов лишайников для отдельных сообществ позволяет сравнивать лишенофлору различных элементов ландшафта, различных типов растительности и формаций.

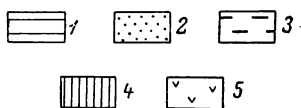
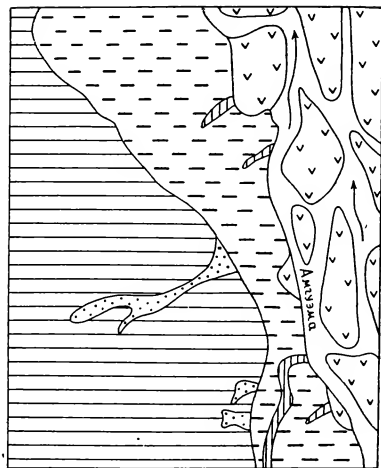
Большинство лишайников определено И. И. Макаровой и лишь представители рода *Stereocaulon* — А. В. Домбровской, за что авторы приносят ей искреннюю благодарность.

Исследована территория площадью около 40 км², включая пойму р. Амгуэмы и участок левого берега в 30 км к югу от ее устья. Во время маршрутов была пересечена пойма реки и посещен правый берег, а также расположенная западнее Амгуэмы р. Ануреркуул.

В низовье р. Амгуэма протекает по Ванкаремской низменности прямо на север и разделяется на несколько рукавов. Вдоль правого берега ее тянется сильно заболоченная, приподнятая на 10—20 м над ур. м. и на 2—3 м над рекой равнина с большим количеством озер. На ней возвышаются отдельные холмы высотой до 40—80 м над ур. м., это — сложенные галькой и песком остатки древней морской террасы. Там, где эти холмы выходят к берегу р. Амгуэмы, вдоль него иногда на километры тянутся крутые осыпающиеся склоны, изрезанные лощинами.

Левый берег р. Амгуэмы гористый. К нему выходят северо-восточные отроги Экиатапского хребта, сложенные изверженными породами кислого состава. Наиболее высокие поднятия достигают здесь 250—300 м над ур. м. Плоские щебнистые вершины их незначительно возвышаются над окружающими заболоченными равнинами. Самые северные отроги имеют форму холмов и гряд, едва превышающих 100 м над ур. м.

Между отрогами Экиатапского хребта и р. Амгуэмой вплоть до ее устья тянется низкая заболоченная равнина, являющаяся террасой реки. Она возвышается над ней на 2 м и сложена аллювиальными отложениями (см. рисунок). Здесь развиты полигонально-валиковые болота и много



Картосхема обследованной территории в нижнем течении р. Амгуэмы.

1 — гряда, 2 — овраги, 3 — заболоченная равнина, 4 — долины рек, 5 — пойма Амгуэмы.

озер с низкими заболоченными берегами. С невысоких гряд по равнине в сильно врезанных долинах, заполненных зимой снегом, текут небольшие речки, впадающие в р. Амгуэму. Заболоченная терраса вдоль левого берега Амгуэмы сильно подмывается течением. При этом куски грунта обваливаются в воду, обнажая аллювиальную толщу с ледяными клиньями полигонально-валиковой системы; приречная часть полигонально-валикового болота дренируется. Ледяные клинья вытаивают, и полигоны превращаются в сухие торфяные бугры.

В 5 км к западу от р. Амгуэмы за грядой течет небольшая река Ануреркууль, между р. Ануреркууль и грядой, примыкая к ней

с запада, расположена высокая морская терраса. Ее плоская поверхность заболочена, но к р. Ануреркууль она обрывается крутыми песчаными склонами.

Гряда, сложенная коренными породами, имеет плоскую слегка заболоченную вершину, склоны ее изрезаны ложбинами и оврагами, являющимися местами скопления снега зимой. Верхние части склонов гряды слегка террасированы. Несколько ярусов этих террас, протянувшиеся узкими полосами поперек склона, являются выходами сильно разрушенных коренных пород. В нижней части склона гряды местами выражен довольно крутой нивальный уступ, под которым размещаются скопления снега.

Пойма р. Амгуэмы — совершенно своеобразный элемент ландшафта, довольно однородный на большом протяжении ее течения и сильно отличающийся от окружающих ее берегов. В нижнем течении она достигает ширины 5 км. Здесь между тремя основными руслами р. Амгуэмы и многочисленными протоками располагаются острова, галечно-песчаные косы и отмели. Острова возвышаются над уровнем воды в реке на 1.5—2 м. По берегам песчаных островов встречаются участки настоящих дюн, высотой 2 и в поперечнике до 3 м. Во время сильных ветров, дующих вдоль реки, над поймой стоит облако поднятого с островов песка. Более высокие острова покрыты сплошным ковром растительности.

Климат исследованного района суровый. Для его характеристики привлечены наблюдения двух метеостанций (Мыс Шмидта и Ванкарем), расположенных западнее и восточнее интересующего нас места и довольно далеко от него (Клюкин, 1960). По всей вероятности, показатели климата пункта в низовье р. Амгуэмы занимают промежуточное положение между приведенными цифрами, более приближаясь к ванкаремским (табл. 1).

В низовье р. Амгуэмы повсеместно распространена вечная мерзлота. Она, вероятно, отсутствует лишь в пойме самой реки. Вечномерзлый грунт легко обнаружить почти в любом месте под моховой дерниной на глубине 10—15 см. О присутствии вечной мерзлоты под моховой дерниной можно судить по наличию мерзлотных форм рельефа — полигонально-валиковых систем, бугров пучения и пятен выливания.

В ландшафте изученного района, включающего пойму р. Амгуэмы и участок ее левого берега, можно выделить следующие элементы: 1) гряда, сложенная коренными породами, с широкими плоскостными оврагами; 2) заболоченная низкая равнина с дренированной приречной полосой и долинами мелких рек; 3) пойма реки.

ТАБЛИЦА 1

Некоторые климатические показатели метеостанций Мыс Шмидта
и Ванкарем

	Мыс Шмидта	Ванкарем
Среднегодовая температура воздуха	—12.1° С	—10.6° С
Среднемесячная температура воздуха		
июнь	+1.2	+1.8
июль	+3.8	+5.0
август	+2.9	+4.5
январь	—26.0	—24.4
Среднегодовое количество осадков	336 мм	347 мм
Число дней со снежным покровом	267	243
Преобладающие в течение года ветры	СВ и ЮВ	СЗ и С

Район относится к северной полосе северных гипоарктических тундр (Юрцев, 1973). Здесь преобладают кочкарно-пушицевые сообщества, широко распространены пушицево-осоковые заболоченные тундры и осоковые болота. Кустарничковые сообщества встречаются небольшими участками. Среди них преобладают сообщества, сложенные смесью гипоарктических видов, дриадовых сообществ мало. Кустарники — ивы и березка — встречаются главным образом в заболоченных смешанных ивово-березковых осоковых сообществах. При этом они угнетены и прижаты к земле. Настоящие кустарничковые ивняки есть только в пойме р. Амгуэмы.

В районе нижнего течения р. Амгуэмы вследствие равнинности и значительной влажности климата преобладают болота и заболоченные тундры. Плоские поверхности на гряде, ее пологие склоны и небольшие повышения на заболоченной равнине, кромка берега р. Амгуэмы и мелких речек заняты кочкарными пушицевыми тундрами. Лишайники представлены видами родов *Cladina*, *Cladonia*, *Cetraria*, *Dactylina*, *Thamnolia*, *Siphula*, *Peltigera*, *Sphaerophorus* и др. Почти все нижние части склонов гряды занимают ивово-осоковые лишайниково-зеленомошные тундры с низкой угнетенной ивой *Salix pulchra*¹ и *S. fuscescens*. В этих тундрах часто встречаются *Cladina beringiana*, *C. rangiferina*, *Cetraria islandica*, *C. cucullata*, *C. andrejevii*, *Dactylina arctica*, *Peltigera aphthosa*, *P. scabrosa*, *Thamnolia vermicularis* и др.

В широких и плоских ложбинах стока на склонах гряды встречаются осоковые заболоченные сообщества. Выпуклые щебнистые выходы коренных пород заняты кустарничковыми тундрами, наиболее богатыми лишайниками, причем в верхних частях этих выходов, где снег сдувается, развиваются диапензиево-дриадовые сообщества. Из лишайников в этих сообществах отмечены *Asahinea chrysantha*, *Alectoria nigricans*, *A. ochroleuca*, *Cetraria hepatizon*, *C. nivalis*, *Cornicularia divergens*, *Cladonia amaurocraea*, *Cladina arbuscula*, *Dactylina arctica*, *Umbilicaria hyperborea*, *U. proboscidea*, *Parmelia stygia* и др. На небольших участках щебня, лишнегого мелкозема, развиваются сообщества, где преобладают темноокрашенные лишайники родов *Cetraria*, *Parmelia*, *Umbilicaria* и др., которые придают этим сообществам черный оттенок. Дриадовые сообщества развиты также по дренированному краю морской террасы, прилегающей к гряде с запада. К более заснеженным местам по небольшим углублениям приурочены кустарничковые сообщества, образованные смесью *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Arctous alpina* и *Empetrum nigrum*. В нижних частях склонов, где происходит сильное скопление снега, встречаются кассиоповые тундры.

¹ Латинские названия сосудистых растений даны по «Арктической флоре СССР» (вып. I—VII), часть видов — по «Флоре СССР» (тт. I—XXX), лишайники — по «Определителю лишайников СССР» (тт. I—V).

В местах долгого лежания снега у подножия склона гряды и в оврагах образуются нивальные сообщества, для которых характерен сомкнутый покров из угнетенных злаков, осок, кустарничков и разнотравья, довольно большое обилие лишайников из родов *Cetraria*, *Cladonia*, *Stereocaulon*, *Peltigera* и наличие незаросшего сырого суглинки. Здесь присутствуют *Salix polaris*, *Phippsia algida*, *Alopecurus alpinus*, *Oxyria digyna* и *Rumex arcticus*.

Большая часть равнины и высокие острова в пойме реки заняты полигональными болотами. В центральных, наиболее увлажненных частях полигонов развиваются несомкнутые осоковые со сфагнумом или голым торфом сообщества. Лишайников в них очень мало, встречаются *Cladina beringiana*, *C. rangiferina*, *Cetraria islandica*, *C. laevigata*, *Cladonia amaurocraea*, *Siphula ceratites*, *Dactylina arctica*, *Thamnolia vermicularis* и др. На приподнятых краях полигонов образуются осоковые с кустарничками кочкарные пушичники, багульниково-березковые и кустарничково-лишайниковые сообщества. Из лишайников здесь найдены виды родов *Cladina*, *Cladonia*, *Cetraria*, *Peltigera*, *Thamnolia*, *Dactylina* и др. Сильно увлажненные участки равнины около озер заняты густыми осоковыми и пушицевыми сообществами со сфагнумом и редкостоящими растениями *Comarum palustre* и *Ranunculus pallasii*. По берегам озер и в воде у берега образуются чистые или смешанные сообщества *Arctophila fulva*, *Hippuris vulgaris*, *Ranunculus pallasii*, *Carex* spp.

Прирусловая часть террасы хорошо дренируется, полигональные болота в полосе шириной до 50 м пересыхают и болотная растительность заменяется травяными, кустарничковыми и лишайниковыми сообществами, развивающимися на подсохшем и иногда обнаженном торфе. Из лишайников здесь отмечены *Cetraria delisei*, *C. islandica*, *Peltigera aphthosa*, *P. polydactyla*, *P. scabrosa*. В долинах мелких рек на заливаемых галечниках развиваются редкотравные группировки, по задерненным прирусловым частям — осоково-ивковые с *Viola repens* сообщества и на склонах заболоченной равнины к долинам — разнотравно-кустарничковые лишайниковые пушицевые кочкарники с отмирающей пушицей. Лишайники в них представлены родами *Cetraria*, *Cladina*, *Peltigera*, *Stereocaulon*, *Thamnolia*, *Nephroma*, *Dactylina*. Из них наиболее обильны *Cetraria islandica*, *C. laevigata* и *C. delisei*.

В пойме р. Амгуэмы на низких песчаных и галечных косах располагаются несомкнутые злаковые и разнотравные группировки с господством *Leymus interior*, *Festuca cryophilla*, *Bromus pumpehianus*. Лишайники представлены слабо, главным образом видами родов *Cetraria* и *Stereocaulon*. Высокие острова, регулярно заливаемые водой, заросли группами кустов ив с разнотравьем и злаками, расположенными между группами. На песчаных дюнах по берегам островов растет *Leymus interior*, *Bromus pumpehianus*, *Festuca* spp., *Tanacetum bipinnatum*. Более высокие острова сплошь заросли кустами ивы, злаками и разнотравьем. К песчаным гривам на таких островах приурочены кустарничковые сообщества с *Empetrum nigrum*, *Dryas punctata* и *Arctous erythrocarpa*. Лишайники в них представлены в основном видами рода *Peltigera*. Низкие части этих островов заняты заболоченными ивняками с осокой и мхами. Иногда заросли ив имеют парковый характер, при этом кусты ивы достигают высоты 1.5 м, а поляны между кустами заросли хвощом и другими травами. Высокие острова, почти не заливаемые в половодье, заняты ивово-зеленомошными болотами на полигонально-валиковом рельефе. Из лишайников здесь отмечены *Cetraria delisei*, *C. andrejevii*, *Nephroma expallidum*, *Peltigera aphthosa*, *P. canina*, *P. polydactyla*, *P. erumpens*, *Stereocaulon rivulorum* и др.

Собранные к геоботаническим описаниям лишайники представлены 80 видами (табл. 2), относящимися к 19 семействам и 34 родам. Виды в таблице расположены по системе Пельта (Poelt, 1973). Преобладают семейства *Parmeliaceae* — 18 видов, *Cladoniaceae* — 13 видов, *Peltigeraceae*, *Stereocaulaceae* и *Pertusariaceae* — по 7 видов в каждом, *Usneaceae* — 6 и *Lecideaceae* — 4 вида. Пять семейств представлены 2 видами, 7 семейств

ТАБЛИЦА 2

Распределение видов лишайников по элементам ландшафта

Вид	Элементы ландшафта (цифры — число описаний)					
	гряды 159 *	овраг 21 (19)	заболоченная равнина 83 (68)	приречная часть равнины 21 (11)	долина речки 32 (19)	пойма Амгуэмы 10 (8)
<i>Sphaerophorus fragilis</i> Pers.	1*	—	—	—	—	—
<i>S. globosus</i> Vain.	63	—	30	4	1	—
<i>Psoroma hypnorum</i> (Vahl.) S. Gray	1	1	—	—	—	1
<i>Peltigera aphthosa</i> (L.) Willd.	40	1	15	7	9	8
<i>P. canina</i> (L.) Willd.	14	—	1	1	3	4
<i>P. erumpens</i> (Tayl.) Vain.	2	—	—	1	3	—
<i>P. malacea</i> (Ach.) Funck.	—	—	—	1	—	—
<i>P. polydactyla</i> (Neck.) Hoffm.	25	—	4	2	2	3
<i>P. scabrosa</i> Th. Fr.	87	8	26	6	14	2
<i>P. venosa</i> (L.) Baumg.	—	—	—	—	—	2
<i>Solorina crocea</i> (L.) Ach.	21	—	3	—	2	—
<i>Nephroma arcticum</i> (L.) Torss.	19	—	6	—	2	—
<i>N. expallidum</i> (Nyl.) Nyl.	6	—	1	1	1	1
<i>Lobaria linita</i> (Ach.) Rabenh.	11	—	—	4	—	1
<i>Pannaria pezizoides</i> (Web.) Trev.	1	1	—	—	—	—
<i>Lecidea pilatii</i> (Hepp.) Koerb.	1	—	—	—	—	—
<i>Rhizocarpon atroalbescens</i> (Nyl.) Zahlbr.	1	—	—	—	—	—
<i>R. hochstetteri</i> (Koerb.) Vain.	1	—	—	—	—	—
<i>Tremolecia atrata</i> (Ach.) Hertel	1	—	—	—	—	—
<i>Lecanora polytropa</i> (Ehrh.) Rabenh.	1	—	—	—	—	—
<i>Hypogymnia intestiniiformis</i> (Vill.) Räs.	1	—	—	—	—	—
<i>H. subobscura</i> (Vain.) Poelt	13	—	—	1	—	—
<i>Parmelia omphalodes</i> (L.) Ach.	10	—	—	1	—	—
<i>P. stygia</i> (L.) Ach.	1	—	—	—	—	—
<i>Asahinea chrysantha</i> (Tuck.) Culb. et Culb.	10	—	—	—	—	—
<i>Cetraria andreevii</i> Oxn.	13	7	15	—	9	1
<i>C. cucullata</i> (Bellardi) Ach.	110	1	53	7	6	1
<i>C. delisei</i> (Bory) Th. Fr.	77	17	27	2	16	—
<i>C. elenkinii</i> Krog	1	—	—	—	1	—
<i>C. hepaticum</i> (Ach.) Vain.	8	—	—	—	—	—
<i>C. islandica</i> (L.) Ach. + <i>C. laevigata</i> Rassad.	165	7	67	9	10	—
<i>C. kamtsatica</i> Savicz	2	—	2	—	—	—
<i>C. nigricans</i> (Retz.) Nyl.	4	—	—	—	—	—
<i>C. nivalis</i> (L.) Ach.	39	—	3	1	—	—
<i>C. sepincola</i> (Ehrh.) Ach.	—	—	1	—	—	—
<i>C. sibirica</i> H. Magn.	—	—	—	—	3	—
<i>Masonhalea richardsonii</i> (Hook.) Kärnef.	9	—	—	—	—	—
<i>Dactylina arctica</i> (Hook.) Nyl.	119	2	42	7	—	1
<i>D. ramulosa</i> (Hook.) Tuck.	14	—	—	1	—	1
<i>Alectoria nigricans</i> (Ach.) Nyl.	48	—	12	5	2	—
<i>A. ochroleuca</i> (Ehrh.) Nyl.	56	1	13	3	—	—
<i>Bryoria nitidula</i> (Th. Fr.) Brodo et D. Hawksw.	9	—	1	1	—	—
<i>Pseudephebe pubescens</i> (L.) Choisy	7	—	—	—	—	—
<i>Cornicularia aculeata</i> (Schreb.) Ach.	3	—	—	1	—	—
<i>C. divergens</i> Ach.	48	—	20	2	4	—
<i>Ramalina almqvistii</i> Vain.	—	—	—	1	—	—
<i>Pilophoron robustus</i> Th. Fr.	3	—	—	—	—	—
<i>Stereocaulon arenarium</i> (Savicz) Lamb	1	—	—	—	—	—
<i>S. alpinum</i> Laur.	6	2	4	5	10	—
<i>S. glareosum</i> (Savicz) H. Magn.	6	1	—	—	—	1
<i>S. paschale</i> (L.) Hoffm.	18	—	3	1	3	—
<i>S. revulorum</i> H. Magn.	—	1	—	—	2	1
<i>S. vesuvianum</i> Pers.	2	—	—	—	—	—
<i>Cladina beringiana</i> (Ahti) Trass	102	2	22	3	—	—
<i>C. rangiferina</i> (L.) Harm.	129	3	42	4	—	—
<i>Cladonia amaurocraea</i> (Flk.) Schaer.	46	6	23	5	1	—
<i>C. bellidiflora</i> (Ach.) Schaer.	10	1	6	1	—	—

Вид	Элементы ландшафта (цифры — число описаний)					
	гряда 159 * (158)	овраг 21 (19)	заболоченная равнина 83 (68)	приречная часть равнины 21 (11)	долина речки 32 (19)	пойма Амгуэмы 10 (8)
<i>C. coccifera</i> (L.) Willd.	3	—	—	—	—	—
<i>C. crispata</i> (Ach.) Flot.	4	—	2	—	—	—
<i>C. cyanipes</i> (Sommerf.) Nyl.	1	—	—	1	—	—
<i>C. deformis</i> (L.) Hoffm.	7	—	2	1	—	—
<i>C. macroceras</i> (Flk.) Ahti	117	10	50	8	6	—
<i>C. lepidota</i> Nyl.	3	—	—	—	—	—
<i>C. macrophylla</i> (Schaer.) Stenh.	1	—	—	—	—	—
<i>C. subfurcata</i> (Nyl.) Arnold	2	—	1	—	—	—
<i>C. uncialis</i> (L.) Wigg.	37	2	12	—	—	—
<i>Siphula ceratites</i> (Wahlenb.) Fr.	30	—	12	—	—	—
<i>Thamnolia vermicularis</i> (Sw.) Ach.	125	2	58	9	10	1
<i>Umbilicaria hyperborea</i> (Ach.) Ach.	7	—	—	—	—	—
<i>U. proboscidea</i> (L.) Schrad.	5	—	—	—	—	—
<i>Ochrolechia frigida</i> (Sw.) Lyngb.	7	—	7	—	—	—
<i>O. gonatodes</i> (Ach.) Räs.	1	—	—	—	—	—
<i>O. inaequatula</i> (Nyl.) Zahlbr.	7	—	3	—	—	—
<i>Pertusaria dactylina</i> (Ach.) Nyl.	8	—	—	—	—	—
<i>P. oculata</i> (Dicks.) Th. Fr.	1	1	1	—	—	—
<i>P. panirga</i> (Ach.) Massal.	1	—	—	—	—	—
<i>Varicellaria rhodocarpa</i> (Koerb.) Th. Fr.	—	—	1	—	—	—
<i>Caloplaca stillicidiorum</i> (Vahl.) Th. Fr.	1	—	—	—	—	—
<i>Buellia concina</i> Th. Fr.	1	—	—	—	—	—

* Примечание. Цифры означают число описаний с данным видом на данном элементе ландшафта, прочерк — отсутствие вида.

имеют по одному представителю. Наибольшее число видов содержат роды *Cetraria* — 12, *Cladonia* — 11, *Peltigera* — 7, *Stereocaulon* — 6, *Ochrolechia* и *Pertusaria* — 3, 10 родов представлены 2 видами и 18 имеют по 1 виду. В основном это обычные для тундровых сообществ лишайники, но отмечено и несколько интересных и редких видов. Так например, *Cetraria sibirica* была известна в СССР только из Красноярского края, а *C. elenkinii* — на островах в Ледовитом океане.

Проанализировано распределение видов лишайников по элементам ландшафта (табл. 2). В головке таблицы указано общее количество описаний, сделанных в каждом элементе ландшафта, а в скобках дано число описаний, в которых присутствуют лишайники. Участие лишайников в сложении растительного покрова в различных элементах ландшафта можно иллюстрировать отношением числа описаний с лишайниками к общему числу описаний, сделанных в том или ином элементе ландшафта. Так, на гряде практически во всех описаниях (99%) встречены лишайники, в овраге — в 90% описаний, на заболоченной равнине — в 82% описаний, в приречной части равнины — в 52% и т. д. Наибольшее число видов отмечено для гряды (73), а наименьшее — для поймы (15). Такое различие объясняется отчасти тем, что на гряде было сделано 159 описаний, а в пойме — 10. С другой стороны, расхождение цифр обусловлено наличием на гряде большого разнообразия типов местообитаний, в то время как в пойме представлен лишь один тип с очень специфическими условиями. Во всех или почти во всех элементах ландшафта найдены следующие виды лишайников: *Thamnolia vermicularis*, *Cetraria cucullata*, *Peltigera aphthosa*, *P. scabrosa*, *Dactylina arctica* и др. В табл. 3 приведены наиболее часто встречающиеся виды лишайников в каждом из элементов ландшафта.

Наиболее ярко экологическая обстановка характеризуется видами лишайников, встреченными только или преимущественно в одном из эле-

ТАБЛИЦА 3

Наиболее часто встречающиеся виды лишайников
в каждом из элементов ландшафта

Вид	Элементы ландшафта					
	гряды	овраг	заболоченная равнина	приречная часть равнины	долина реки	пойма Амгуэмы
<i>Cetraria islandica</i> + <i>C. laevigata</i>	165*	7	67	9	10	—
<i>Cladina rangiferina</i>	129	—	42	—	—	—
<i>Thamnolia vermicularis</i>	125	—	58	9	—	—
<i>Dactylina arctica</i>	119	—	42	7	—	—
<i>Cladonia macroceras</i>	117	10	50	8	6	—
<i>Cetraria cucullata</i>	—	—	53	7	6	—
<i>Peltigera aphthosa</i>	—	—	—	7	—	8
<i>P. scabrosa</i>	—	8	—	6	14	2
<i>P. canina</i>	—	—	—	—	—	4
<i>Cladonia amaurocraea</i>	—	6	—	5	—	—
<i>Stereocaulon alpinum</i>	—	—	—	5	10	—
<i>Cetraria delisei</i>	—	17	—	—	16	—
<i>Peltigera polydactyla</i>	—	—	—	—	—	3
<i>Cetraria andrejevii</i>	—	7	—	—	9	—
<i>Peltigera venosa</i>	—	—	—	—	—	2

* Цифры обозначают число сообществ, в которых встречены эти виды.

ментов ландшафта (табл. 2). Так, только на гряде отмечено 26 видов, большинство из которых являются эпилитами. Специфичные для гряды виды составляют 33% от всей флоры. Лишь в пойме Амгуэмы и приречной части равнины найдены соответственно *Peltigera venosa* и *P. malacea*, что, вероятно, связано с развитием здесь травяных и кустарничковых мезофильных сообществ. Характерными для заболоченной равнины и долины рек с развитыми березковыми сообществами являются эпифитные лишайники *Cetraria sepicola* и *C. sibirica*.

Самыми распространенными в районе видами по количеству описаний, в которых они встречены, являются *Cetraria islandica*+*C. laevigata* — в 258 описаниях из 320 (80.6%), *Thamnolia vermicularis* — в 205 (65%), *Cladonia macroceras* — в 192 (60%), *Cladina rangiferina* и *Cetraria cucullata* — в 178 (56%). По отношению к субстрату все лишайники можно разделить на 4 группы: эпигейные — 54 вида, эпилиты — 14 видов, эпибриофиты — 10 видов, эпифиты — 2 вида.

В связи с тем, что не существует детально разработанной системы экологических типов для лишайников Арктики и Субарктики, мы оперируем здесь представлениями, сложившимися на основе полевых наблюдений в этом районе. При этом нами выделяется несколько небольших групп видов, характерных для некоторых специфических для Арктики и четко выраженных условий местообитаний. Относительно большинства видов лишайников, не вошедших в эти группы и никак не проявляющих свою экологическую специфику в районе работы, мы ничего сказать не можем, хотя, несомненно, эта группа экологически неоднородна.

По отношению к увлажнению и заснеженности лишайники были разделены на следующие группы: хионофилы (влаго- и сухолюбивые), 2) хионофобы (малоснежных и сухих местообитаний), 3) гигрофиты, 4) мезофиты, 5) лишайники торфяных субстратов. К влаголюбивым хионофилам отнесены такие виды, как *Cetraria delisei*, *C. andrejevii*, к сухолюбивым — виды рода *Stereocaulon*. Вторую группу представляют виды родов *Alectoria*, *Cornicularia*. К гигрофитам отнесена *Siphula ceratites*, к мезофитам — виды рода *Peltigera*, к лишайникам торфяных субстратов — *Cladonia bellidiflora*, *C. cyanipes*, *C. deformis*. Во всех элементах ландшафта часто встречаются представители экологических групп мезофитов, сухих хионофилов и редко — лишайники торфяных субстратов.

Почти одинаковы по приуроченности видов к экологическим группам гряды, заболоченная и приречная дренированная части равнины. Сходство, вероятно, можно объяснить примерно одинаковой степенью забо-

ТАБЛИЦА 4

Число лишайников в растительных сообществах разного типа

Тип сообщества	Число описаний с лишайниками (в % к общему числу описаний)	Число видов в одном описании (среднее)	Общее число видов лишайников во всех описаниях типа
Кустарничковые лишайниковые тундры	20 (100%)	14—23 (18)	55
Осоково-кустарничково-лишайниковые тундры	30 (100%)	6—22 (13)	47
Кочкарные пушицевые тундры	70 (100%)	4—17 (10)	40
Осоково-кустарничково-моховые тундры	20 (95%)	6—20 (12)	37
Осоково-моховые болота	28 (72%)	1—9 (4)	21
Ивовые кустарники	10 (90%)	1—7 (5)	15
Пушицево-осоковые болота	18 (40%)	1—8 (4)	13

ченности и наличием большого набора сходных типов местообитаний. Только в первых двух из упомянутых выше элементов ландшафта отмечен гигрофильный лишайник *Siphula ceratites*.

В оврагах, где распространены нивальные сообщества, на первое место выходит группа влаголюбивых хионофильных лишайников — *Cetraria delisei* и *C. andrejevii* — и почти нет хионофобов — *Alectoria* и *Cornicularia*. Часто встречаются *Cetraria delisei* и *C. andrejevii* и в долине речки, где развиваются разнотравно-кустарничково-лишайниковые пушицевые кочкарники и осоково-ивковые сообщества.

Для сообществ поймы р. Амгуэмы характерны преобладание мезофитных лишайников (виды *Peltigera*), отсутствие хионофобов и лишайников торфяных субстратов.

Для характеристики распространения лишайников в различных фитоценозах были взяты 7 групп сообществ в ранге класса ассоциаций, называемых в тексте типами сообществ: кочкарно-пушицевые тундры, осоково-кустарничково-мохово-лишайниковые тундровые сообщества с господством *Carex lugens*, кустарничковые лишайниковые тундровые сообщества с господством арктоальпийских кустарничков *Diapensia obovata* и *Dryas punctata*, пушицево-осоковые сильно увлажненные болота, лишённые мхов, с господством *Carex stans* и *Eriophorum medium*, осоково-моховые болотные сообщества и ивовые кустарничковые сообщества из поймы р. Амгуэмы (табл. 4). Это наиболее распространенные и контрастные по составу и условиям местообитаний типы сообществ. Они представлены различным числом описаний от 10 до 70, и в сумме число описаний, вошедших в эти 7 типов сообществ, равно 196, что составляет 60% от всех описаний, сделанных в районе работы.

Лишайники встречены не во всех 7 типах сообществ. Особенно много сообществ без лишайников среди болотных типов, есть такие сообщества среди пойменных ивняков и в одном типе тундр. Как правило же, все тундровые сообщества имеют в своем составе лишайники.

Число видов лишайников неодинаково в различных типах сообществ, наибольшее — в кустарничковых лишайниковых и осоково-кустарничково-мохово-лишайниковых тундровых сообществах и наименьшее — в болотных и пойменных кустарничковых сообществах. Примерно таково же различие этих типов сообществ в отношении числа видов лишайников, встреченных в одном описании (табл. 4), и среднего количества видов лишайников, приходящихся на одно описание. Различаются эти типы сообществ набором видов лишайников и списком высококонстантных видов (встреченных в 80—100% описаний каждой группы). Таких видов совсем нет в двух болотных типах и в ивовых кустарничковых сообществах. Более всего распространены в пушицево-осоковых болотах *Siphula ceratites* и *Cladonia macroceras*. Для осоково-моховых болот наиболее характерны виды, приуроченные к повышениям нанорельефа —

Thamnolia vermicularis, *Cladonia macroceras*, *Peltigera scabrosa*, *Cetraria islandica* и *C. delisei*. Пойменным ивнякам свойственны *Peltigera scabrosa*, *Cetraria delisei* и виды из рода *Stereocaulon*. Только один высококонстантный вид — *Cetraria islandica* — характерен для осоково-кустарничково-моховых тундровых сообществ. Вообще же здесь часто встречаются обычные тундровые виды — *Thamnolia vermicularis*, *Dactylina arctica*, *Cladonia macroceras* и *Cladonia rangiferina*. Список высококонстантных видов лишайников в кустарничковых лишайниковых сообществах насчитывает 10 видов: *Alectoria ochroleuca*, *A. nigricans*, *Cornicularia divergens*, *Cetraria nivalis*, *C. cucullata*, *C. islandica*, *Dactylina arctica*, *Thamnolia vermicularis*, *Sphaerophorus globosus*, *Cladonia beringiana*. Помимо широко распространенных тундровых видов, не имеющих четкой экологической специфики, в этом списке есть виды, растущие на сухих малоснежных местообитаниях (виды родов *Alectoria* и *Cetraria*), что хорошо отражает условия местообитания этого типа сообществ.

В кочкарно-пушицевых сообществах 6 высококонстантных видов: *Cetraria islandica*, *C. cucullata*, *Cladonia macroceras*, *Peltigera scabrosa*, *Dactylina arctica*, *Cladonia rangiferina*. Среди них много тундровых видов, широко распространенных во всем районе, но, кроме того, ряд видов — *Peltigera scabrosa*, *Cladonia macroceras* и др., свидетельствующих о благоприятных условиях увлажнения и заснеженности, создающихся между пушицевыми кочками и на их склонах. Распределение лишайников по контрастным микрестообитаниям в кочкарных сообществах таково: на сухих вершинах кочек наиболее часто встречаются высококонстантные *Cetraria cucullata* и *Dactylina arctica*; на склонах кочек, в условиях умеренного увлажнения и умеренной заснеженности встречаются виды рода *Cladonia*, а в понижениях между кочками со значительным застойным увлажнением — *Cladonia macroceras* и *Peltigera scabrosa*. В осоково-кустарничково-мохово-лишайниковых сообществах 5 высококонстантных видов: *Thamnolia vermicularis*, *Cetraria islandica*, *Dactylina arctica*, *Cladonia rangiferina*, *Cladonia macroceras*. Все они относятся к наиболее широко распространенным в исследуемом районе видам.

Таким образом, лишайники, собранные в нижнем течении р. Амгуэмы, представлены 80 видами, относящимися к 19 семействам и 34 родам. Преобладают семейства *Parmeliaceae*, *Cladoniaceae*, *Peltigeraceae*, *Stereocaulaceae* и др. Наибольшее число видов содержат роды *Cetraria*, *Cladonia*, *Peltigera*, *Stereocaulon*.

В результате анализа распространения лишайников по элементам ландшафта и растительных сообществам выявлено, что наибольшее число видов лишайников отмечено в кустарничковых лишайниковых (55 видов) и осоково-кустарничково-мохово-лишайниковых тундровых сообществах (47 видов), а наименьшее — в болотных (13 видов) и пойменных кустарниковых сообществах (15 видов).

Самое большое число высококонстантных видов лишайников — в кустарничково-лишайниковых сообществах, таковые отсутствуют в двух болотных типах сообществ и в ивовых кустарниковых сообществах.

Часто встречаются представители экологических групп мезофитов, сухих хионофилов и редко — лишайники торфяных субстратов.

В широко распространенных в этом районе пушицевых кочкарниках наблюдается четкая приуроченность видов лишайников к элементам напорельефа.

ЛИТЕРАТУРА

- К а т е н и н А. Е. (1974). Геоботанические исследования на Чукотке. I. Растительность среднего течения реки Амгуэмы. Бот. ж., 59, 11. — К л ю к и н Н. К. (1960). Прикладной климатологический справочник Северо-Востока СССР. Магадан. — Ю р ц е в Б. А. (1973). Ботанико-географическая зональность и флористическое районирование Чукотской тундры. Бот. ж., 58, 7. — Р о е л т J. (1973). Classification. In: The Lichens.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 29 I 1979.

И. И. Андреева

К БИОЛОГИИ *HAEMANTHUS KATHARINAE* BAK. (*AMARYLLIDACEAE*)

I. I. ANDREEVA. ON THE BIOLOGY OF *HAEMANTHUS*
KATHARINAE BAK. (*AMARYLLIDACEAE*)

Изучен морфогенез вегетативных органов *Haemanthus katarinae* Bak., выращенного из семян. Получены данные о последовательных изменениях структуры побегов и корней на протяжении 10 лет жизни растения. Выявлены основные возрастные состояния и установлено, что гемантус Катарины относится к плейомонохазимальным ортотропным короткокорневищно-луковичным растениям с многолетними туникатными луковичками смешанного типа. Изученные морфологические особенности гемантуса Катарины свидетельствуют о примитивности рода *Haemanthus* в семействе амариллисовых.

Гемантус Катарины *Haemanthus katarinae* Bak. (сем. *Amarillidaceae*) — одно из популярных декоративных луковичных растений закрытого грунта. Этот вид — представитель влажных субтропиков Южной Африки, где растения произрастают у подножья холмов на каменистом субстрате (Тропические и субтропические растения, 1969), в коллекции ботанического сада Московской сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева он является интродуктом. В условиях теплой оранжереи при равномерном поливе он не сбрасывает листьев.

Луковичные растения представляют значительную и разнообразную по строению лукович и ритму их развития группу, а в семействе амариллисовых наибольшее количество растений обладает луковичками. Морфогенез луковичных растений изучался многими исследователями (Blaauw, 1924; Hartsema, Leupen, 1942; Устинова, 1949; Прозина, 1949; Силина, 1953; Ахвердов, 1956; Родионенко, 1961; Баранова, 1962, 1965, 1971а, б, 1976; Бочанцева, 1962; Скрипчинский В. В., Вл. В. Скрипчинский, 1965; Попова, 1965; Смирнова, О., 1967; Скрипчинский В. В. и др., 1970; Артюшенко, 1970; Jessop, 1970, 1972; Шорина, Просвирина, 1971; Шорина, Куклина, 1976, и др.). Данные о биологии гемантуса Катарины скудны; в работах приводятся главным образом сведения о приемах выращивания и внешнем облике взрослого растения (Engler, Prantl, 1887—1930; Bailey, 1947; Комнатное садоводство, 1956; Карнеев, 1957; Grunerth, 1957).

Морфогенез гемантуса Катарины никем не изучался. Основную цель нашей работы составило изучение морфогенеза этого вида, характера формирования почек возобновления, времени заложения и продолжительности жизни различных органов. Мы полагаем, что полученные нами сведения позволят уточнить биоморфологические особенности вида, его систематическое положение, а в дальнейшем подробнее и полнее классифицировать луковичные травянистые многолетники в системе жизненных форм покрытосемянных растений.

Исследования велись с 1968 по 1978 гг. в оранжерее ботанического сада на живых растениях, выращенных из коллекционных семян. Наряду с фенологическими наблюдениями, начиная с фазы прорастания, периодически в различные календарные сроки брали модельные экземпляры, отмывали у них корневую систему и детально описывали с указанием изменений, происшедших в строении надземной и подземной частей со времени предыдущей пробы. При этом учитывали количество метамеров в приросте, промеряли листья, устанавливали место заложения новых почек и корней. Анализ строения почек проводился с помощью бинокулярной лупы МБС-1. Число анализов в первые три года жизни равнялось 8—10 в год, а в последующие 1—2.

В соответствии с классификацией И. П. Игнатьевой (1964), у монокарпического побега были выделены вегетативная и репродуктивная

части. Вегетативная — это нижняя часть побега с укороченными междоузлиями и почками возобновления, репродуктивная — расположена выше, с удлинёнными междоузлиями, несет репродуктивные органы. У гемантуса Катарины вегетативная часть представлена корневищем и луковицей с листьями, а репродуктивная — стрелкой с зонтиковидным соцветием.

Результаты исследования

С момента прорастания семени в течение всего виргинильного периода у гемантуса Катарины идут нарастание и развитие моноподиального побега первого порядка, продолжающееся 3—4 года. Развитие идет плавное, и все же в нем можно выделить, согласно классификации Т. А. Работнова (1950), этапы, соответствующие проросткам, ювенильному, имматурному и взрослому вегетативному возрастному состоянию растения.

П р о р о с т к и. К проросткам мы относим растения от прорастания семени до появления первого срединного листа.

Прорастание семян подземное, или гипогеальное, происходит через 20 дней после посева. Оно начинается с положительно геотропического роста базальной части влагиалища семядоли, благодаря чему слабо выраженный зародышевый корень и почечка углубляются в почву. Семядоли дифференцированы на замкнутое трубчатое влагиалище и гаусторий цилиндрической формы. Черешок семядоли не выражен. Все части ее зеленые.

Зародышевый корень трогается в рост на 25-й день посева, давая начало главному корню, который углубляется вертикально вниз (Андреева, 1971). Гипокотиль имеет вид утолщенного кольца выше базальной части главного корня.

Фаза семядоли у проростка растянута до 40 дней с момента посева. Влагиалище семядоли защищает скрытую в нем почечку с зачатками двух листьев. К концу фазы семядоли на эпикотиле закладывается бугорок первого придаточного корня. Массовые всходы появляются на 41—46-й день после посева. При этом почка прорывает влагиалище семядоли в его верхней части и появляется над поверхностью почвы.

1-й лист — низовой, чешуевидный, беловато-зеленого цвета, с мясистым замкнутым основанием.

Ю в е н и л ь н ы е р а с т е н и я (первый год жизни). К таковым мы относили небольшие растения с двумя срединными листьями (см. таблицу).

В возрасте трех месяцев у сеянцев начинает разворачиваться второй лист, который достигает предельных размеров к 4-месячному возрасту. Второй лист срединный, он дифференцирован на черешок и цельную листовую пластинку округлой или широкоэллиптической формы, с выемчатым основанием и заостренной верхушкой. Жилкование перистодуговидное, главная жилка проходящая, боковых жилок 3—4 пары. Основание (влагиалище) листа замкнутое, внутри него скрыта почка, высота ее к этому времени равна 2.5 см. Она состоит из зачатков двух листьев. Край их листовых пластинок завернуты к верхней поверхности, т. е. листосложение завернутое, а почкосложение объемлющее. Двурядное листорасположение, характерное для взрослых растений, устанавливается сразу.

В фазе второго листа формируется луковица (диаметр 1—1.5 см), ее составляют мясистые основания листьев и донце, представленное разросшимся эпикотилем. Снаружи луковица защищена тонким пленчатым влагиалищем семядоли с подсохшими краями. Остатки семени к этому времени отпадают.

Корневая система смешанного типа, представлена гладким белым нитевидным главным корнем (длина до 9 см), разветвленным до второго порядка, и четырьмя придаточными корнями (длина от 3 до 7 см), отходящими от эпикотилия. Первый из них разветвлен до второго порядка,

три других не ветвятся. В дальнейшем заложение и рост листьев и кор-
ней на растении идут непрерывно в течение года.

В возрасте года главный побег представлен луковичей (диаметр 2, высота 2.5 см), которая состоит из мясистых оснований срединных листьев вышеописанной формы. Ранее замкнутые их основания продольно рас-
щепляются под напором растущей терминальной почки. Ее емкость
равна одному-двум чешуевидным листьям белого цвета с бледно-зеленой
верхушкой трубчатой формы с мясистым основанием и трем срединным
листьям зеленого цвета, которые, как в чехол, заключены в низовые.
Срединные листья дифференцированы на черешок и пластинку.

Корневая система состоит из главного корня (диаметр базальной ча-
сти 0.1—0.2 см) и 13 придаточных корней разного размера. Наиболее
старые из них разветвлены до второго порядка, они самые тонкие (диаметр
0.1—0.2 см), средневозрастные — толще (диаметр 0.3 см), самые моло-
дые — наиболее толстые (диаметр 0.4 см).

И м м а т у р н ы е р а с т е н и я (второй год жизни). Наступление
имматурного возрастного состояния мы связываем с появлением некоторых
структур, характерных для взрослых растений: изменение формы сре-
динных листьев, образование трубки из их влагалищ, имитирующей
стебель, увеличение числа метамеров в годовом цикле главного побега
до 4—5; его тенденция к ветвлению; увеличение количества и размера
придаточных корней. Кроме того, значительно увеличивается размер
листьев (см. таблицу).

В конце второго года жизни главный побег представлен луковичей
шаровидной формы (диаметр и высота 3 см). Снаружи на ней сохраняются
разорванные вдоль, истощенные, тонкие пленчатые основания второго
срединного листа первой генерации и двух низовых чешуевидных листьев
второй генерации (рис. 1, а).

Луковица состоит из мясистых (толщина 0.3 см) замкнутых оснований
2—3 срединных листьев второй генерации, которые дифференцированы
на черешок и листовую пластинку.

Черешок 17—23 см длины, его нижняя замкнутая часть цилиндри-
ческой формы, а незамкнутая — желобчатой; в верхней части черешок

Изменение основных показателей у особей *Naе*

Периоды	Возрастные состояния	Число низовых листьев	Число срединных листьев	Число верховых листьев	Срединный лист				
					черешок		пластинка		
					длина замкнутой части, см	длина незамкнутой части, см	длина, см	ширина, см	число пар боковых жиллок
Вирги- нильный	Ювенильные ра- стения (1 год)	1	2		8—10	2	8—9	5—6	3—4
	Имматурные ра- стения (2 год)	1—2	2—3		12—16	5—7	14—15	9—10	6—7
	Взрослые вегета- тивные (3 год)	3—4	5—7		24—17	10—12	23—30	10—14	8—10
Репро- дуктив- ный	Молодые репро- дуктивные (4 год)	1	5—7	3—4	30—37	12—14	36—40	15—16	10—12
	Средневозрастные репродуктивные (5 год)	1	7—8	4	34—41	12—18	37—41	15—17	10—12
	(6 год)	1	10	5	50—59	13—22	37—49	15—17	10—12
	(7 год)	1	10	5	42—49	13—16	37—45	12—16	10—12
	(8 год)	1	9—10	4	39—45	11—16	32—43	12—16	9—11
	Стареющие репро- дуктивные (9 год)	2	8—9	4—3	35—43	10—16	28—41	10—16	7—9
	(10 год)	2	6—7	3	29—35	8—14	25—40	8—14	6—8

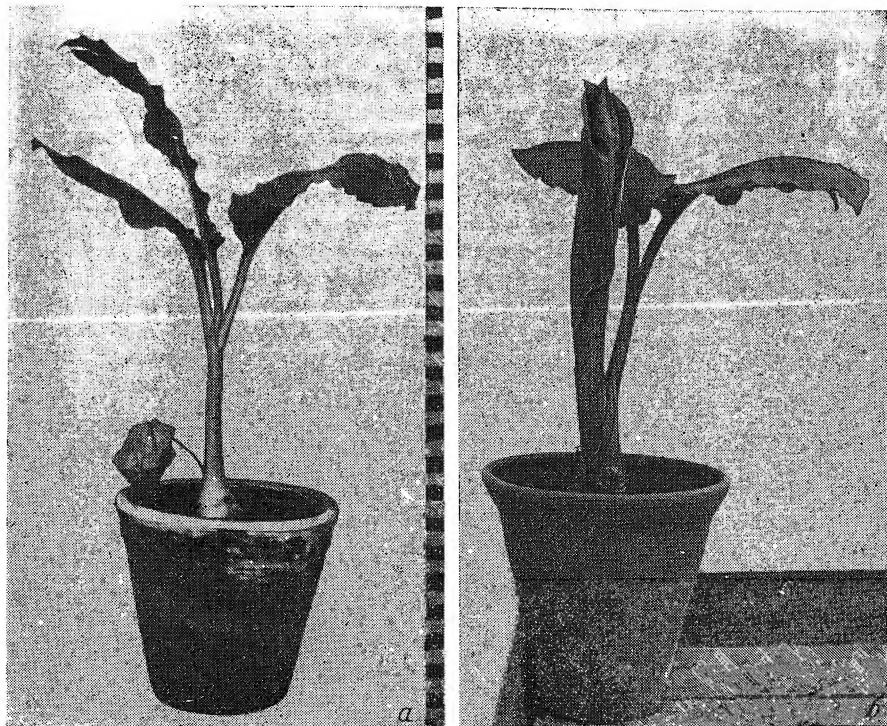


Рис. 1. *Haemanthus katharinae* Bak.

а — в конце второго года жизни, б — в начале третьего года.

слегка крылатый. Листовая пластинка 14—15 см длины, 9—10 см ширины, цельная, широкоэллиптической формы, с заостренной верхушкой и оттянутым основанием, ее поверхность волнистая. Жилкование перисто

manthus katharine в разных возрастных состояниях

Луковица		Корневище		Корни		Стрелка		Число цветков в соцветии	Емкость почки возобновления			Почка возобновле- ния следую- щего порядка
диаметр, см	высота, см	диаметр, см	длина, см	число	максималь- ная длина, см	диаметр, см	длина, см		зачатки ни- зовых листьев	зачатки сре- дних листьев	зачатки вер- ховых листьев	
2	2.5			14	12				1—2	2—3		Соцветие есть То же
3	3			23	30				3—4	3—4		
6	3	3—4	0.8—1	60	45				1	5—7	3—4	
7	4	5—6	2	83	50	2—3	60	70—76	1	7—10	3—4	
7	4	6—8	5	147	55	3—4	90	112	1	8—10	4—5	» »
10	5	8—10	7	135	60	4	115	145	1	8—10	4—5	» »
10	5	8—10	7—8	112	50	4	110	136	1—2	8—9	4	» »
9	4	7—9	7—8	105	48	3	94	122	1—2	7—9	4—5	» »
6	2.5	7—8	6—8	96	40	3	78	98	1—2	6—7	3	» »
4	2	6—8	6—8	70	30	2.5	63	77	1—2	6—7	3	» »

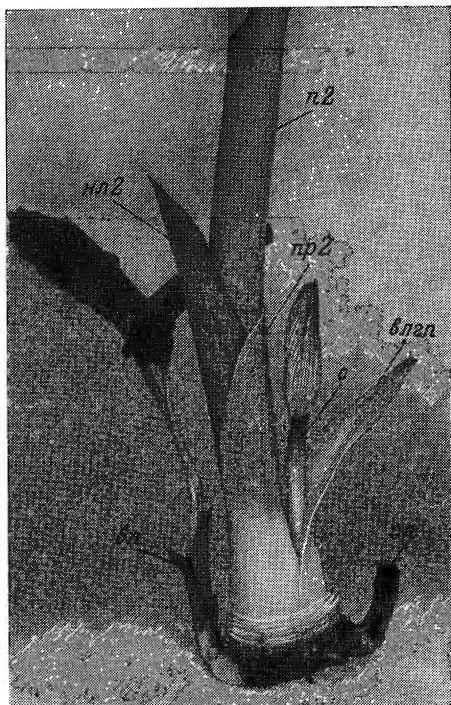


Рис. 2. *Haemanthus katharinae* Bak. в возрасте 3 лет 4 месяцев.

Нижняя часть побега (срединные листья третьей генерации главного побега удалены). *мл2* — низовой лист побега второго порядка, *п2* — побег второго порядка, *пр2* — предлист побега второго порядка, *с* — стрелка главного побега, *влгп* — верховой лист главного побега, *бп* — боковые побеги.

дуговидное, главная жилка проходящая, боковых жилок 6—7 пар. Замкнутые части черешков, вложенные друг в друга, имитируют стебель.

Верхушечная почка к этому времени полностью скрыта внутри листовых влагалищ. Ее емкость — 3—4 низовых белых мясистых листа с замкнутым основанием и 3—4 срединных.

Пазушные почки недоразвиты, за исключением одной-двух в пазухах верхних срединных листьев, из которых в дальнейшем образуются боковые побеги. Сначала они развиваются под защитой кроющих срединных листьев, а затем по мере их засыхания освобождаются от их покрова.

Некоторое время они не теряют связи с материнским растением и продолжают развиваться.

Корневая система представлена коротким (длина 4 см) остатком базальной части главного корня и 23 придаточными корнями разного возраста. Шесть наиболее старых, коротких (длина до 12 см) и тонких (диаметр 0.1 см) корней, разветвленных до второго порядка, коричневого цвета начинают отмирать с верхушек; 7 средневозрастных корней (длина до 30, диаметр 0.3 см), светло-желтых жизнеспособных, разветвлены до второго и третьего порядков; и 10 молодых еще неветвящихся корней белого цвета длиной до 25 см. Все корни располагаются в несколько кругов, отходя от разных междоузлий донца.

Взрослые вегетативные растения (третий год жизни). Характерными внешними признаками взрослых вегетативных растений мы считаем продолговато-эллиптическую форму листовой пластинки вместо округлой, увеличение числа метамеров в годовом цикле побега до 8—11, образование корневища, полное отмирание главного корня, увеличение количества и размеров придаточных корней и дальнейшее увеличение размеров листьев (см. таблицу). Общее число метамеров побега достигает 15—18.

В начале третьего года жизни верхушечная почка трогается в рост, прорывает основание трубки из листовых влагалищ, смещая срединные листья второй генерации в сторону (рис. 1, б). У растений в возрасте 2.5 года срединные листья в третьей генерации находятся в дефинитивном состоянии.

Побег представлен луковицей (диаметр 6.0, высота 3.0 см), под которой сформировано короткое (высота 0.8—1 см), толстое (диаметр 3—4 см) вертикальное корневище. Луковицы расположены на поверхности почвы, а корневища — вблизи ее поверхности, иногда тоже возвышаясь над ней в виде постамента; в этом случае луковица и корневище зеленеют. Корневище представляет собой разросшуюся многолетнюю стеблевую часть луковицы, на которой листья, израсходовав запасы питательных веществ, засохли и отмерли.

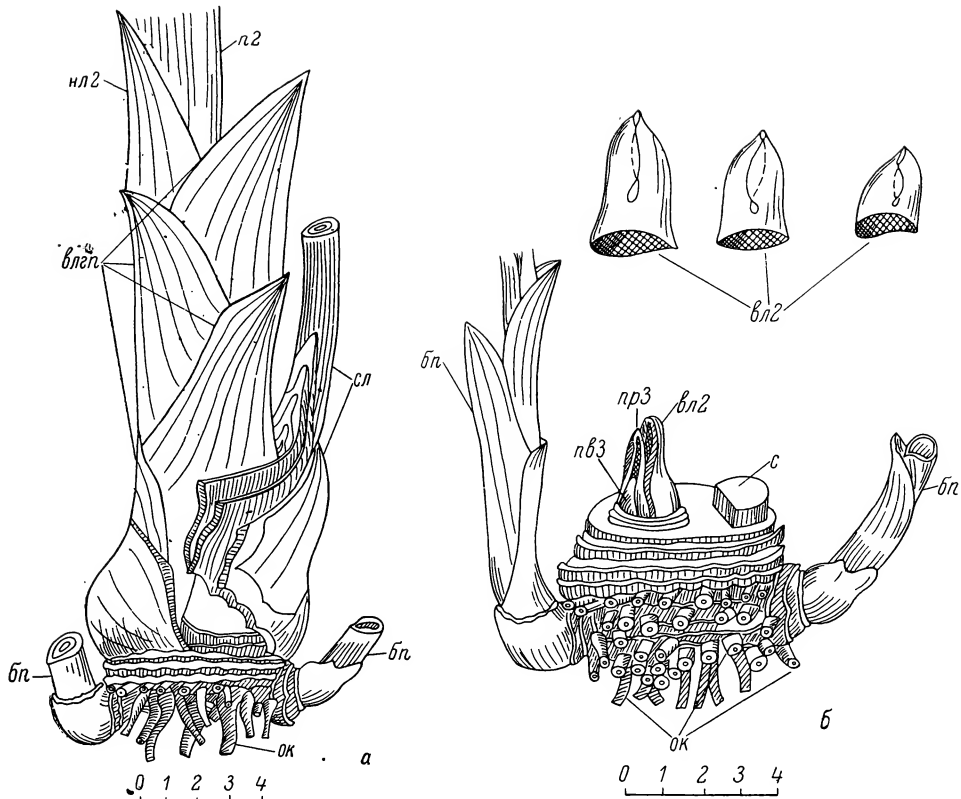


Рис. 3. Схематическое изображение нижней части побега *Haemanthus katharinae* Bak.

а — боковые побеги удалены, б — удалены низовые и срединные листья побега второго порядка, сл — срединные листья третьей генерации главного побега, ок — основания придаточных корней, пл2 — верховые листья побега второго порядка, пл3 — почка возобновления побега третьего порядка, пр3 — предлист побега третьего порядка. Остальные обозначения, как на рис. 2.

К этому времени на основании луковицы сохраняются разорванные истощенные сухие основания срединных листьев второй генерации. Луковица защищена основаниями 3—4 низовых пленчатых, сухих, тонких прозрачных листьев. Запасающую функцию выполняют мясистые (толщина 0.3—0.6 см) замкнутые основания 5—7 срединных листьев третьей генерации. Листовая пластинка 23—30 см длины, 10—14 см ширины, продолговато-эллиптической формы; боковых жилок 8—10 пар. Диаметр донца луковицы 3, его высота — 0.5 см. Верхушечная почка высотой 3—5 см состоит из зачатков двух-трех верховых белых мясистых листьев конусообразной формы с замкнутым основанием (толщиной 0.2 см) и незамкнутой верхней частью; внутри них заключен более тонкий лист с незамкнутым влагалищем и сильно завернутыми вверх краями, который защищает зачаточное соцветие. Затем, спинной стороной к цветоносу, располагается зачаток низового листа с незамкнутым основанием — это ориентированный адаксиально предлист побега второго порядка.

Корневая система состоит из 50 придаточных корней разного возраста. Шесть наиболее старых корней разветвлены до третьего порядка, верхушки их отмерли; 25 корней длиной до 35 см разветвлены до второго порядка, концы у некоторых тоже отмерли; 19 корней еще не ветвятся, их длина от 3 до 22 см. Располагаются они со всех сторон вокруг корневища по всей его длине.

К концу третьего года жизни размеры луковицы увеличиваются (диаметр 6, высота 3 см). Число корней достигает 60, а их длина — до 45 см.

Высота терминальной почки становится 10 см, емкость скрытой в ней почки возобновления побега второго порядка составляет 6—9 листовых зачатков без предлиста.

В начале четвертого года жизни верхушечная почка и почка возобновления второго порядка развиваются как единый побег, которые разрывают основание ложного стебля, смещая срединные листья третьей генерации главного побега в сторону.

У некоторых растений к этому времени листья третьей генерации отмирают; на поверхности луковицы остаются только их разорванные основания.

В дальнейшем сначала разворачиваются срединные листья побега второго порядка, а цветочная стрелка главного побега медленно развивается под покровом верховых листьев.

Молодые репродуктивные растения (четвертый год жизни). К ним мы относим особи, у которых формируется соцветие на главном побеге и появляются боковые вегетативные побеги (рис. 2).

По нашим измерениям, сделанным на модельном экземпляре в возрасте 3 лет 4 месяцев, растение представлено луковицей (диаметр 7, высота 4 см), расположенной на коротком (длина 2 см) толстом (диаметр 5—6 см) корневище, составленном годичными приростами главного побега. Снаружи на луковице находятся разорванные основания отмирающих срединных листьев третьей генерации главного побега (рис. 3, а).

Следующие 3 листа, которые в почке возобновления были представлены белыми мясистыми конусовидными зачатками с замкнутым основанием, по мере роста побега увеличились в размерах и превратились в довольно крупные (длина 8—14 см) верховые листья бледно-зеленого цвета. Четвертый лист почки возобновления превратился в крупный (длина 15 см) пленчатый специализированный верховой лист с незамкнутым основанием, предшествующий соцветию. Такой лист характерен для подавляющего большинства амариллисовых (Артюшенко, 1970). Внутри этого листа скрыта репродуктивная часть побега, представленная стрелкой с бутонном зонтиковидного соцветия, заключенным в чехол из кроющих листьев (рис. 2). Побег второго порядка находится в пазухе верхнего чешуевидного листа с замкнутым основанием. Его предлист достигает длины 16 см, это пленчатый чешуевидный низовой лист с незамкнутым основанием (рис. 2).

1-й лист — низовой, пленчатый, с замкнутым основанием, бледно-зеленый крупный (длина 24 см) (рис. 2). Запасную функцию выполняют мясистые (толщина 0.4—0.5 см) замкнутые основания 7 срединных листьев. Их форма такая же, как и у листьев третьей генерации главного побега, но размеры более крупные (см. таблицу; рис. 4). Емкость верхушечной почки побега второго порядка (длина 4 см) — 3—4 верховых чешуевидных листа вышеописанной формы и зачаток соцветия. Сбоку от соцветия, в пазухе предпоследнего листа верховой формации начала формироваться почка возобновления побега третьего порядка. К этому времени ее емкость — 3—5 белых мясистых листьев (рис. 3, б).

На описываемом растении (рис. 2 и 3, а, б) развиты два боковых вегетативных побега, которые образовались из почек в пазухах срединных листьев второй генерации. Строение их листьев и луковиц не отличается от такового у имматурной возрастной группы, т. е. соответствует возрастному состоянию растений, на которых закладывались эти побеги в виде почек.

Корневая система представлена 83 придаточными корнями толщиной до 0.5 и длиной до 50 см. Корни ветвятся до третьего порядка и располагаются по всей длине корневища, т. е. они функционируют как многолетние. Наиболее старые корни постепенно отмирают, начиная с верхушек. Таким образом, они сохраняются в живом состоянии до трех лет. Через месяц стрелка с соцветием появляется из пазухи кроющего листа (рис. 4). Массовое цветение растений наступает в возрасте 3.5 года.

Рис. 4. *Haemanthus katharinae* Bak, в возрасте 3 лет 5 месяцев.

ол — отмирающие срединные листья третьей генерации главного побега. Остальные обозначения, как на рис. 2 и 3.

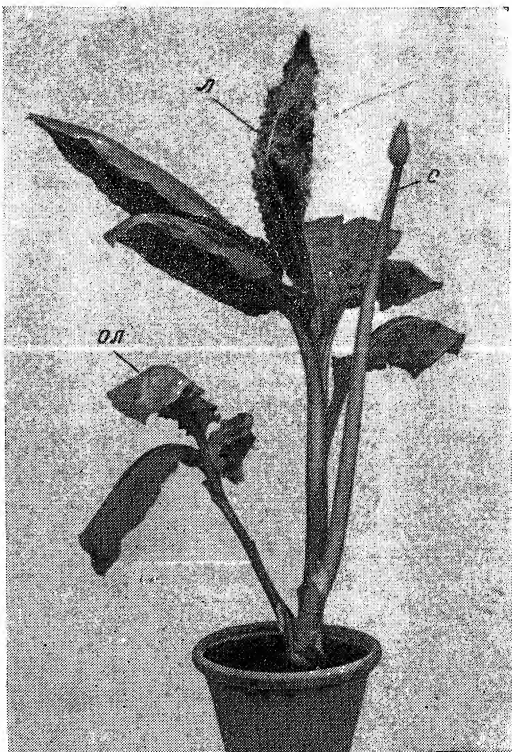
Соцветие молодых репродуктивных особей содержит, по нашим подсчетам, от 70 до 76 цветков. Цветение и образование плодов и семян растянуто до конца четвертого года жизни, после чего репродуктивная часть побега (стрелка с плодами) начинает постепенно отмирать. После ее отмирания в луковице или на корневище появляется рубец. Нарастание главного побега на этом заканчивается, но его базальная вегетативная часть с укороченными междоузлиями, представленная мощным корневищем, существует еще ряд лет, являясь основным хранилищем запасных питательных веществ и зоной ветвления.

Таким образом, главный побег развивается по тетрациклическому типу. Вегетативная часть его состоит из короткого ортотропного корневища, представляющего собой совокупность донцев луковиц побегов первой и второй генерации и туникатной луковицы смешанного типа, так как ее чешуи образованы низовыми листьями и основаниями срединных и верховых листьев побега третьей генерации. В сумме на главном побеге образуется от 17 до 23 листьев. На растении первого года жизни образуется 1 низовый лист и 2 срединных; на растении второго года жизни — 1—2 низовых и 2—3 срединных листа; на растении третьего года жизни — 3—4 низовых, 5—7 срединных; на растениях 4 года жизни — 3—4 листа верховой формации; репродуктивная часть побега представлена удлиненным междоузлием — стрелкой, увенчанной зонтиковидным соцветием.

Обращает на себя внимание тот факт, что главный побег цветет при полном развитии срединных листьев побега второго порядка. Срединные листья главного побега к этому времени частично (рис. 4) или полностью отмирают.

Другими словами, особенность гемантуса Катарины заключается в значительном разрыве между развитием листьев и цветков одной генерации, что характерно и для других тропических видов семейства амариллисовых (Артюшенко, 1970).

Средневозрастные репродуктивные особи (пятый и восьмой годы жизни). В этом возрастном состоянии гемантус Катарины достигает максимальной вегетативной и репродуктивной мощности за счет увеличения числа и размеров всех органов (см. таблицу). Для него характерно короткое (длина 5—8 см), толстое (диаметр 7—10 см) ортотропное корневище с рубцами отмерших репродуктивных частей побегов (рис. 5, а). Формирование корневища связано с тем, что продолжительность жизни стебля больше, чем листьев. После отмирания листьев луковицы стеблевая часть (донце), на которой они расположены, разрастается и приобретает вид корневища, которое живет 6—7 лет. Годичные приросты корневища 2—3 см длины. Особи этого возрастного состояния имеют на корневище 1—3 боковых побега.



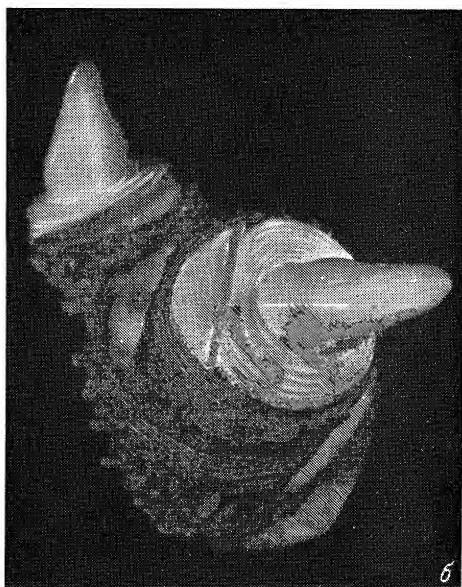
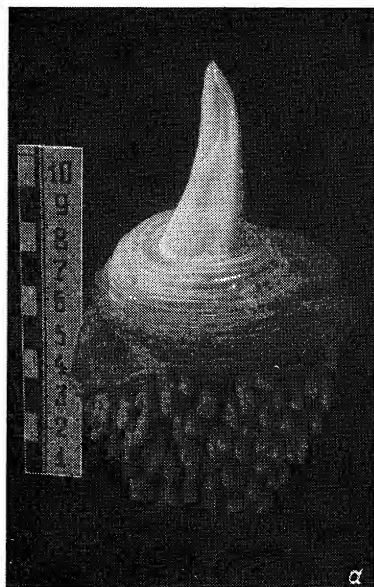


Рис. 5. Корневище *Haemanthus katharinae* Bak.

a — с рубцами отмерших репродуктивных побегов (чешуи луковицы удалены) и почками возобновления в возрасте 4.5 года; *b* — в возрасте 10 лет (видны рубцы отмерших репродуктивных частей побегов и почки возобновления).

Боковые побеги корневища развиваются по типу три- и тетрациклических. Терминально на корневище располагается многолетняя туниковатая луковица смешанного типа.

Основная структурная единица системы побегов гемантуса Катарини — монокарпический побег. Листовая серия его у средневозрастных репродуктивных особей представлена 1—3 низовыми чешуевидными листьями, 8—10 — срединными с продолговато-эллиптической листовой пластинкой (длина 36—49, ширина 12—17 см, боковых жилок 10—12 пар) и 4—5 верховыми листьями. Монокарпический побег заканчивается стрелкой с зонтиковидным соцветием, которое содержит 112—145 цветков.

Почка возобновления находится в пазухе предпоследнего листа верховой формации, закладывается она за два года до развития из нее побега. Ежегодно в рост трогается одна почка, т. е. у гемантуса Катарини, в соответствии с классификацией Е. С. Смирновой (1970, 1974), имеет место симподиальное плейомонохазальное ветвление.

Таким образом, боковые побеги второго-седьмого порядков развиваются по дициклическому типу. В сумме на них образуется 13—18 листьев. Число цветков на каждой особи больше, чем в других возрастных состояниях (см. таблицу).

Корни длиной 48—60, толщиной 0.3—0.5 см разрастаются наклонно вниз и ветвятся до второго и третьего порядков. Продолжительность их жизни 4—5 лет.

Стареющие репродуктивные растения (девятый-десятый годы жизни). Признаки старения проявляются в следующем:

- 1) уменьшаются высота и диаметр стрелки;
- 2) уменьшаются размеры луковицы;
- 3) уменьшается длительность жизни корневища до 4-х лет (рис. 5, б).
- 4) уменьшаются число и размеры срединных листьев на побеге;
- 5) листовые пластинки становятся менее широкими и приобретают продолговатую форму; число боковых жилок уменьшается до 6—9 пар;
- 6) уменьшаются число и длина корней.

В оптимальных условиях сеянцы гемантуса Катарини зацветают на четвертый год жизни, т. е. главный побег развивается по тетрациклическому типу; на нем образуется от 17 до 23 листьев. Вегетативная часть

главного побега представлена сначала луковицей, а затем и корневищем, состоящим из 3 годичных побегов, которые формируются последовательно в первый и третий годы жизни. Репродуктивная часть главного побега представлена удлинненным междоузлием — стрелкой, увенчанной зонтико-видным соцветием.

Продолжительность жизни разных частей главного побега неодинакова. Онтогенез репродуктивной части длится два года: в первый — происходит внутрипочечное развитие, во второй — растения цветут и плодоносят. Вегетативная часть живет 7 лет, сохраняясь в виде корневища после отмирания листьев и репродуктивной части.

Возобновление растений, начиная с четвертого года жизни (до первого цветения), симподиальное. У репродуктивных особей почки возобновления, из которых развиваются боковые побеги 2—8-го порядков, закладываются в пазухе предпоследнего листа верховой формации луковицы, за два года до развития из нее побега. Формирование и рост листьев в почках идут непрерывно в течение года. У репродуктивных особей ежегодно в рост трогается одна почка возобновления, а из некоторых почек в пазухах срединных листьев луковицы развиваются боковые побеги.

Монокарпические побеги 2—8-го порядков — дициклические, до соцветия образуются 13—18 листьев. Структура их одинакова — вегетативная часть боковых побегов всех порядков представлена коротким толстым ортотропным корневищем и туникатной луковицей смешанного типа, которая содержит зачатки метамеров побегов следующих первой и второй генераций. Репродуктивная часть боковых побегов всех порядков представлена стрелкой с зонтиковидным соцветием. Вегетативная и репродуктивная части боковых побегов имеют различную продолжительность жизни: у репродуктивной части она длится два года, вегетативная часть живет 5—7 лет.

Корневая система у растений первого года жизни — смешанного типа, в последующие годы она представлена только придаточными корнями. Все питающие корни разветвлены до третьего порядка. Они закладываются непрерывно в течение года по окружности на междоузлиях под луковицей и функционируют 3—5 лет. Контрактильные корни не развиты, и самоуглубление отсутствует, в связи с чем луковицы и верхняя часть корневища расположены на поверхности почвы.

Полученные нами данные позволяют определить биоморфу гемантуса Катарины как плейомонохазальное ортотропное короткочерешнолуковичное растение с многолетними туникатными луковицами смешанного типа. Интенсивность вегетативного размножения слабая.

Согласно З. Т. Артюшенко (1970, с. 152), «более древними чертами строения амариллисовых следует считать следующие: 1) крупные размеры всего растения; 2) многоцветковость соцветия; 3) многочисленность луковицы; 4) непрерывность процесса органогенеза; 5) значительный разрыв между заложением листьев и цветков и их надземным развитием».

Наши исследования показали, что все эти черты выражены в морфологических особенностях и типе развития надземных и подземных органов гемантуса Катарины.

Основываясь на этом, мы присоединяемся к мнению Артюшенко (1970) о примитивности рода *Haemanthus* в семействе амариллисовых.

ЛИТЕРАТУРА

- А н д р е е в а И. И. (1971). Особенности морфогенеза вегетативных органов гемантуса Катарины в первый год. Бюлл. ГБС АН СССР, 80. — Ар т ю ш е н к о З. Т. (1970). Амариллисовые СССР. — А х в е р д о в А. А. (1956). Биология декоративных геофитов Армении. Бюлл. Бот. сада АН Арм. ССР, 15. — Б а р а н о в а М. В. (1962). Значение особенностей онтогенеза для систематики на примере рода *Brimeura* Salisb. Тр. БИН АН СССР, 6, 8. — Б а р а н о в а М. В. (1965). Гиацинт (систематика, сорта, морфогенез, культура). — Б а р а н о в а М. В. (1971a). О карликовой лилии *Lilium pumilum*. Бот. ж., 56, 6. — Б а р а н о в а М. В. (1971b). Морфогенез

луковиц лилии. Бот. ж., 56, 11. — Баранова М. В. (1976). Особенности строения и формирования луковиц у некоторых представителей семейства *Liliaceae*, произрастающих в Африке. Бот. ж., 61, 12. — Бочанцева В. П. (1962). Тюльпаны (морфология, цитология и биология). — Игнатьева И. П. (1964). Методика изучения морфогенеза вегетативных органов травянистых поликарпиков. Докл. ТСХА, 98. — Карнеев И. Е. (1957). Культура оранжерейно-комнатных растений. — Комнатное садоводство. (1956). — Попова Т. А. (1965). Биолого-морфологическая характеристика лилиецветных сухих и пустынных степей Центрального Казахстана. Тр. БИН АН СССР, сер. 3, 17. — Прозина М. Н. (1949). Зимний рост у *Ornithogalum umbellatum* L. ДАН СССР, 64, 6. — Работнов Т. А. (1950). Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. БИН АН СССР, 3, 6. — Родионенко Г. И. (1961). Род ирис — *Iris* L. — Силина З. М. (1953). Культура тюльпанов в Ленинградской области. Тр. БИН АН СССР, 6, 3. — Скрипчинский В. В., Вл. В. Скрипчинский. (1965). Годичные циклы морфогенеза некоторых видов лилейных Ставрополя и их значение для теории онтогенеза. Бюлл. МОИП, отд. биол., 70, 1. — Скрипчинский В. В., Вл. В. Скрипчинский, Г. Г. Шевченко. (1970). Морфогенез монокарпического побега и его связь с сезонами года у луковичных, корневищных и клубневых геофитов Ставропольской флоры. Тр. Ставроп. н.-иссл. инст. с. х. 2, 10. — Смирнова Е. С. (1970). Морфологические типы многолетних цветковых растений тропиков и субтропиков. Журн. общ. биол., 31, 5. — Смирнова Е. С. (1974). Морфологические типы и формирование облика растений. Бюлл. ГБС АН СССР, 93. — Смирнова О. В. (1967). Жизненный цикл пролески сибирской (*Scilla sibirica* Andr.). НДВШ. Биол. науки, 9. — Тропические и субтропические растения. (1969). — Устинова Е. И. (1949). Ритм развития конуса нарастания в луковицах пролески (*Scilla sibirica* Andr.) в осенне-зимнее время. ДАН СССР, 64, 6. — Ширин Н. И., А. Г. Куклина. (1976). К биологии кандыка. Бюлл. ГБС АН СССР, 102. — Шорина Н. И., Е. А. Просвирина. (1971). Особенности большого жизненного цикла подснежника Воронова (*Galanthus woronowii* Los.) в лесах Западного Закавказья. НДВШ, Биол. науки, 4. — Bailey L. H. (1947). The standart cyclopedia of horticulture. — Blaauw A. H. (1924). The result of the temperature during flowerformation for the whole *Hyacinth*. 2. Proc. Koninkl. nederl. akad. wet., t. 27. — Engler A., K. Prantl. (1887—1930). Die natürlichen Pflanzenfamilien 1, 4, 1. — Grunert H. Ch. (1957). Zimmerblumen. — Hartsema A. M., F. F. Leupen. (1942). Orgaanvorming en periodiciteit van *Amaryllis belladonna* L. Mededelingen Landbouwhoogeshool, Wageningen, 46, 4. — Jessop J. P. (1970). Studies in the bulbous *Liliaceae*: 1. *Scilla*, *Schizocarpus* and *Ledebouria*. J. South African Bot., 36, 4. — Jessop J. P. (1972). Studies in the bulbous *Liliaceae* in South Africa: 2. *Drimopsis* and *Resnova*. J. South African Bot., 38, 3.

Московская сельскохозяйственная академия им. К. А. Тимирязева.

Получено 9 VIII 1978.

УДК 581.9 : 582.251.72 (477.87)

З. И. Ветрова

К ФЛОРЕ ЭВГЛЕНОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ РЕК ЗАКАРПАТСКОЙ ОБЛАСТИ

Z. I. VETROVA. ON THE FLORA OF EUGLENOPHYTA IN RIVERS
OF TRANS-CARPATHIAN REGION

Приводятся результаты изучения флоры эвгленовых водорослей 46 рек Закарпатской обл., относящихся к 6 бассейнам, по материалам экспедиционных исследований 1976 г. Установлено наличие в них 86 видовых и внутривидовых таксонов, из которых 72 впервые приводятся для рек этого региона, 8 — редкие и 1 — новый для УССР. Показаны общие и отличительные черты видового состава и особенности распределения эвгленовых в различных реках. Сравнительное изучение флоры эвгленовых водорослей с использованием коэффициента флористической общности Стугрена—Радулеску показало довольно значительную степень отличия в этом отношении бассейна р. Серне. Последний, и особенно сама р. Серне, резко выделяется богатым видовым составом, что связано, очевидно, с загрязнением ее сточными водами из близко расположенной птицефермы. Другие реки богатством флоры эвгленовых не отличались.

Альгофлора рек Закарпатской обл. до сих пор изучена крайне слабо. Нам известны лишь две работы, содержащие сведения об альгофлоре рек этого района (Szabados, 1949; Асаул, 1968). Статья Сабашош была посвя-

цена изучению флоры водорослей некоторых рек, озер и других небольших водоемов Закарпатской обл., расположенных в районе р. Тисса — от с. Ясини к устью р. Рики (с. Иза Хустского-р-на Закарпатской обл.). Всего автором было обнаружено 90 видов водорослей, 16 из которых относятся к эвгленовым, 7 из них — к роду *Euglena* Ehr., 4 — к *Trachelomonas* Ehr., 2 — к *Phacus* Duj., 1 — к *Lepocinclis* Perty, 1 — к *Astasia* Ehr. emend. Duj., 1 — к *Peranema* Duj. В статье Асаул сообщалось о распространении эвгленовых в реках Украинских Карпат. В Закарпатской обл. в то время было исследовано 11 рек. Указывалось, что они отличались очень бедной флорой эвгленовых водорослей и низкой численностью видов.

Наша задача заключалась в широком исследовании флоры эвгленовых водорослей рек Закарпатской обл. С этой целью летом 1976 г. в Закарпатскую обл. была организована экспедиция. Исследованиями было охвачено 88 водоемов различных типов, из них 46 рек. Из бассейна р. Уж были исследованы: Уж, Турья, Турица; из бассейна Латорицы: Латорица, Пиние, Малая Пиние, Визница, Стара, Вела; из бассейна Серне: Серне, Коропец, Мерца, Черная Вода; из бассейна Боржавы: Боржава, Иршава, Иршавка, Ильничка; из бассейна Рики: Рика, Липовец, Репинка, Осава, Чеховец, Быстрая, Голятинка и речка без названия; из бассейна Терешли: Терешва, Малая Уголина, Великая Уголина, Одара; из бассейна Терешвы: Терешва, Лужанка, Красная, Брустуранка, Яновец, Мокранка, Вильховчик; из бассейна Тиссы (верховье): Тисса, Гаспарка, Густица, Байловая, Апшица, Тушак, Шопурка, Черная Тисса, Белая Тисса, Лазещина. Пробы отбирались главным образом в прибрежье рек в придонных слоях воды.

В результате микроскопической обработки собранных материалов было определено 69 видов, представленных 86 разновидностями и формами, в том числе из рода *Trachelomonas* — 23, *Strombomonas* Defl. — 11, *Euglena* — 23, *Lepocinclis* — 7, *Phacus* — 19, *Peranema*, *Anisonema* Duj. и *Entosiphon* Stein — по одному виду.

Наиболее богат видовой состав в реках бассейна Серне; здесь зарегистрирован 61 вид, т. е. более чем 85% всего количества эвгленовых водорослей рек Закарпатской обл. В табл. 1 показано распределение видов по родам в реках бассейна Серне. Наибольшее число видов отмечено в р. Серне, наименьшее — в р. Черная Вода. Общими для бассейна р. Серне были виды *Trachelomonas volvocina*, *T. intermedia*, *Euglena proxima*, *E. rascheri*. Остальные виды определяли специфику флористического состава каждой реки в отдельности. Отметим, что реки бассейна Серне отличаются и разными количественными соотношениями видов ведущих родов. Так, в р. Серне основная роль принадлежит видам родов *Euglena* и *Phacus*, в р. Коропец — *Trachelomonas* и *Euglena*, в реках Мерца и Черная Вода — *Euglena* и *Trachelomonas*. Род *Strombomonas* более разнообразно представлен в реках Серне и Коропец. Род *Lepocinclis* найден только в Серне (4 вида) и Мерца (1 вид).

ТАБЛИЦА 1

Распределение видов эвгленовых водорослей в реках бассейна Серне

Род	Серне	Коропец	Мерца	Черная Вода
<i>Trachelomonas</i>	7	11	8	4
<i>Strombomonas</i>	7	5	1	2
<i>Euglena</i>	13	7	9	11
<i>Lepocinclis</i>	4	—	1	—
<i>Phacus</i>	11	3	5	2
Всего видов	42	26	24	19

ТАБЛИЦА 2

Распределение видов эвгленовых водорослей в реках бассейна Боржавы

Род	Боржава	Иршава	Иршавка	Ильничка
<i>Trachelomonas</i>	2	5	4	3
<i>Strombomonas</i>	2	2	—	—
<i>Euglena</i>	3	7	6	2
<i>Phacus</i>	—	3	3	—
Всего видов	7	17	13	5

Следует отметить, что в реках Закарпатской обл. не наблюдается многообразия видов эвгленовых водорослей, и богатый видовой состав р. Серне, по-видимому, объясняется ее загрязнением сточными водами из близ расположенной птицефермы. В реках Коропец, Мерца и Черная Вода число видов эвгленовых намного меньше, чем в Серне, но заметно больше по сравнению с другими реками всех исследуемых бассейнов.

В реках бассейна Боржавы обнаружено 18 видов (табл. 2). По количеству видов на первом месте — Иршава (17 видов), наименьшее число эвгленовых отмечено в Ильничке (5 видов). Общими для бассейна Боржавы, как и в предыдущем, были два вида — *Trachelomonas volvocina* и *Euglena proxima*. Следует указать на довольно большую встречаемость еще одного вида — *Euglena vagans*, зарегистрированного во всех реках, кроме Боржавы. Что касается родового состава, то необходимо отметить ведущее значение *Euglena* и *Trachelomonas*, представители которых присутствовали во всех реках. В меньшем количестве зарегистрированы виды родов *Strombomonas* и *Phacus*. В отличие от бассейна Серне здесь не обнаружено ни одного вида рода *Lepocinclis*.

В бассейне Латорицы отмечено 15 видов эвгленовых. Ни в одной из рек этого бассейна не зарегистрировано большого видового разнообразия. Наибольшее число видов обнаружено в Латорице, наименьшее — в Пиние. Общими для всех рек было два вида: *Trachelomonas volvocina* и *Euglena proxima*. Довольно распространены *Trachelomonas oblonga* и *Euglena acus*. Остальные виды встречались изредка и единично. Ведущие роды — *Trachelomonas* и *Euglena*. Род *Phacus* отмечен в четырех реках из шести, род *Strombomonas* — в двух. Как и в бассейне Боржавы, не обнаружено ни одного представителя из рода *Lepocinclis*.

В бассейне р. Уж найдено 13 видов. Общих видов было два — *Trachelomonas volvocina* и *Euglena proxima*. Остальные виды встречались sporadически. Роды *Trachelomonas* и *Euglena* зафиксированы во всех реках, *Phacus* — в двух, *Strombomonas* и *Lepocinclis* не найдены.

В бассейне Рики обнаружено 11 видов, относящихся к трем родам: *Trachelomonas*, *Euglena*, *Phacus*. Общим видом для всех рек был лишь *Trachelomonas volvocina*. Вид *Euglena proxima* зарегистрирован в семи реках из восьми (кроме Репинки). Для остальных видов отмечены отдельные местонахождения. Например, *Trachelomonas intermedia* и *Euglena acus* встречались только в двух реках, *Euglena caudata*, *Phacus acuminatus*, *Ph. curvicauda* — в одной из восьми и т.д.

Бедным видовым составом отличался и бассейн Терешвы. Здесь обнаружено также 11 видов, но распределение по родам здесь иное, чем в реках предыдущего бассейна. В отличие от бассейна Рики здесь найдены представители родов *Strombomonas* и *Peranema*, однако не обнаружено ни одного представителя рода *Phacus*. Общим для всех рек был *Trachelomonas volvocina*. Для видов *Trachelomonas oblonga*, *T. intermedia*, *Euglena proxima*, *E. acus*, *E. pascheri* известно по два-три местонахождения, остальные виды единично зарегистрированы в Терешве и Вильховчике.

ТАБЛИЦА 3

Величина коэффициента флористической общности Стургена—Радулеску для разных бассейнов рек Закарпатской обл.

Бассейн	Серне	Верховье Тиссы	Боржава	Латорица	Уж	Рика	Терешва	Теребля
Серне	—	0.53	0.49	0.55	0.69	0.68	0.71	0.77
Верховье Тиссы	0.53	—	0.41	0.33	0.27	0.33	0.33	0.18
Боржава	0.49	0.41	—	0.13	0.30	0.24	0.48	0.37
Латорица	0.55	0.33	0.13	—	0.20	0.11	0.21	0.25
Уж	0.69	0.27	0.30	0.20	—	0.33	0.33	0.14
Рика	0.68	0.33	0.24	0.11	0.33	—	0.25	0
Терешва	0.71	0.33	0.48	0.21	0.33	0.25	—	0
Теребля	0.77	0.18	0.37	0.25	0.14	0	0	

Вид	Бассейны рек							
	Серне	Верховье Тисы	Боржава	Латорица	Уж	Рика	Терешва	Теребля
<i>Trachelomonas volvocina</i> Ehr. var. <i>vovocina</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>T. volvocina</i> var. <i>subglobosa</i> Lemm.*	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>T. volvocina</i> var. <i>derephora</i> Conrad *	+	—	—	—	—	+	—	—
<i>T. komarovii</i> Skv. *	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>T. intermedia</i> Dang. f. <i>intermedia</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>T. intermedia</i> f. <i>papillifera</i> (Popova) Popova *	—	—	—	+	—	—	—	—
<i>T. intermedia</i> f. <i>spinifera</i> (Popova) Popova *	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>T. oblonga</i> Lemm. var. <i>oblonga</i> *	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>T. oblonga</i> var. <i>punctata</i> Lemm. *	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>T. incerta</i> Lemm. *	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>T. hispida</i> (Perty) Stein emend. Defl. var. <i>hispida</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>T. hispida</i> var. <i>volicensis</i> Drež.	+	+	—	+	—	—	—	—
<i>T. abrupta</i> Swir. *	—	—	+	+	+	—	—	—
<i>T. lacustris</i> Drež. emend. Balech var. <i>sabulata</i> (Skv.) Popova *	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>T. armata</i> (Ehr.) Stein var. <i>armata</i> *	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>T. obovata</i> Stokes f. <i>obovata</i> *	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>T. granulata</i> Swir. *	+	+	—	+	—	—	—	—
<i>T. polymorpha</i> Skv. *	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>T. asymmetrica</i> I. Kissel.*	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>T. lemmermannii</i> Wołosz. f. <i>lemmermannii</i> *	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>T. planctonica</i> Swir. f. <i>planctonica</i>	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>T. pavlovskoënsis</i> (V. Poljansk.) Popova f. <i>pavlovskoënsis</i> *	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>T. similis</i> Stokes *	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Strombomonas eurystoma</i> (Stein) Popova f. <i>eurystoma</i> *	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>S. acuminata</i> (Schmarda) Defl. *	—	—	—	+	—	—	—	—
<i>S. urceolata</i> (Stokes) Defl. var. <i>urceolata</i> *	+	—	+	+	—	—	—	—
<i>S. tambouika</i> (Swir.) Defl. *	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>S. planctonica</i> (Wołosz.) Popova f. <i>planctonica</i> *	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>S. fluviatilis</i> (Lemm.) Defl. var. <i>fluviatilis</i> *	+	—	+	—	—	—	—	—
<i>S. asymmetrica</i> (Roll) Popova *	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>S. praeliatis</i> (Palmer) Defl. *	+	—	—	+	—	—	—	—
<i>S. schauinslandii</i> (Lemm.) Defl. *	+	—	+	—	—	—	—	—
<i>S. longicauda</i> (Swir.) Defl. *	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>S. gibberosa</i> (Playf.) Defl. var. <i>longicollis</i> Playf. *	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Euglena viridis</i> Ehr. f. <i>viridis</i>	+	—	+	—	—	—	—	—
<i>E. oblonga</i> Schmitz *	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>E. polymorpha</i> Dang.	+	+	—	—	—	+	—	—
<i>E. caudata</i> Hübner var. <i>caudata</i> *	+	—	+	+	—	+	—	—
<i>E. caudata</i> var. <i>minor</i> Defl. *	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>E. gracilis</i> Klebs f. <i>gracilis</i> *	+	+	—	—	—	—	—	+
<i>E. clara</i> Skuja	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>E. variabilis</i> Klebs *	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>E. proxima</i> Dang.	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>E. ehrenbergii</i> Klebs *	+	+	+	—	+	—	—	—
<i>E. deses</i> Ehr. f. <i>deses</i> *	+	+	+	—	+	—	—	—
<i>E. deses</i> f. <i>intermedia</i> Klebs *	—	+	+	—	—	—	—	—
<i>E. texta</i> (Duj.) Hübner var. <i>texta</i> *	+	—	+	—	—	—	+	—
<i>E. pascheri</i> Swir. *	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>E. limnophila</i> Lemm. var. <i>limnophila</i> *	+	—	—	—	+	—	—	—
<i>E. limnophila</i> var. <i>swirenkoi</i> (Arnoldi) Popova *	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>E. vagans</i> Defl. *	+	+	+	+	—	—	—	—
<i>E. acus</i> Ehr. var. <i>acus</i> *	+	+	+	+	+	+	+	+

Вид	Бассейны рек							
	Серне	Верховье Тиссы	Боржава	Латорица	Уж	Рика	Терешва	Теребля
<i>Euglena. pavlovskoënsis</i> (Elenk. et V. Poljansk.) Popova *	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>E. spirogyra</i> Ehr. var. <i>spirogyra</i>	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>E. oxyuris</i> Schmarda f. <i>oxyuris</i> *	+	—	—	—	—	—	+	—
<i>E. bucharica</i> I. Kissel. *	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>E. tripteris</i> (Duj.) Klebs var. <i>tripteris</i> *	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Lepocinclis ovum</i> (Ehr.) Lemm. var. <i>ovum</i> *	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>L. ovum</i> var. <i>dimidio-minor</i> Defl. *	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>L. ovum</i> var. <i>fominii</i> Roll *	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>L. ovum</i> var. <i>buetschlii</i> (Lemm.) Conrad *	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>L. fusiformis</i> (Carter) Lemm. var. <i>fusiformis</i> *	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>L. playfairiana</i> Defl. *	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>L. steinii</i> Lemm. var. <i>steinii</i>	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Phacus skujae</i> Skv. *	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>Ph. curvicauda</i> Swir. *	+	—	+	—	—	+	—	—
<i>Ph. anomalus</i> Fritsch et Rich var. <i>anomalus</i> *	+	—	+	—	—	—	—	—
<i>Ph. angulatus</i> Pochm. *	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ph. alatus</i> Klebs var. <i>alatus</i> *	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Ph. alatus</i> var. <i>lemmermannii</i> Swir. *	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Ph. fominii</i> Roll *	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ph. acuminatus</i> Stokes var. <i>acuminatus</i>	+	—	—	+	—	+	—	—
<i>Ph. pleuronectes</i> (Ehr.) Duj. var. <i>pleuronectes</i> *	+	—	—	+	+	—	—	—
<i>Ph. pleuronectes</i> var. <i>hamelii</i> (All. et Lef.) Popova *	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ph. pleuronectes</i> var. <i>prunoides</i> (Roll) Popova *	—	—	—	+	—	—	—	—
<i>Ph. caudatus</i> Hübner var. <i>caudatus</i>	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ph. caudatus</i> var. <i>minor</i> Drež. *	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ph. orbicularis</i> Hübner *	+	+	—	—	+	—	—	—
<i>Ph. lismorensis</i> Playf. *	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ph. longicauda</i> (Ehr.) Duj. f. <i>longicauda</i> *	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ph. longicauda</i> f. <i>vix-tortus</i> I. Kissel. *	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ph. pyrum</i> (Ehr.) Stein *	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Ph. megalopsis</i> Pochm. *	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Peranema trichophorum</i> (Ehr.) Stein	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Anisonema acinus</i> Duj. *	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Entosiphon sulcatus</i> (Duj.) Stein *	—	+	—	—	—	—	—	—
Всего видов, разновидностей и форм	73	20	21	19	14	13	11	8

Примечание. Звездочкой отмечены таксоны, впервые найденные в реках Закарпатской обл.

Наиболее беден видовой состав эвгленовых в бассейне Теребля (7 видов). Обнаруженные здесь виды относятся к двум родам — *Trachelomonas* и *Euglena*. Общий вид один — *Trachelomonas volvocina*. Остальные виды встречались изредка в одной-двух реках.

В реках верховьях Тиссы отмечено 17 видов. Наибольшим числом видов отличалась Гаспарка. В ней найдено 12 видов, 6 из них — из рода *Euglena*, 5 — из рода *Trachelomonas*, 1 — из рода *Phacus*. В остальных реках зафиксировано от 2 до 9 видов. Общими для всех 10 рек этого бассейна были только *Trachelomonas volvocina* и *Euglena proxima*. Ни один из найденных видов не отличался большой встречаемостью, что характерно для всех исследуемых бассейнов. Представители родов *Phacus*, *Anisonema* и *Entosiphon* зарегистрированы единично в отдельных реках. Род *Phacus* был представлен двумя видами: *Ph. pyrum* (р. Гаспарка) и *Ph. orbicularis* (р. Густица). Виды *Anisonema acinus* и *Entosiphon sulcatus* обнаружены только в Байловой.

Для сравнения общего видового состава рек всех бассейнов мы использовали коэффициент флористической общности Стугрена—Радулеску (Шмидт, 1974). Расчеты показали, что исследуемые бассейны рек характеризуются определенной степенью отличия флоры эвгленовых водорослей. Как свидетельствует цифровой материал табл. 3, наибольшие различия в видовом составе наблюдаются между бассейнами: Серне—Терешва, Серне—Теребля, Серне—Уж и Серне—Рика. Основным фон в этом отличии составляет сама р. Серне. Как уже отмечалось, необычно богатое видовое разнообразие связано здесь, очевидно, с загрязнением этой реки стоками близлежащей птицефермы.

Изучение видового состава эвгленовых показало, что наиболее распространены в реках Закарпатской обл. и общими для всех бассейнов являются *Trachelomonas volvocina* var. *volvocina* и var. *subglobosa*, *T. intermedia* f. *intermedia*, *T. oblonga* var. *oblonga*, *T. hispida* var. *hispida*, *Euglena proxima*, *E. acus* var. *acus*.

Для некоторых видов, разновидностей и форм характерны местонахождения в определенных реках. Так, *Trachelomonas intermedia* f. *papillifera*, *Phacus pleuronectes* var. *prunoides* обнаружены только в р. Латорице; *Phacus skujae*, *Trachelomonas polymorpha* — в р. Уж; *Anisonema acinus*, *Entosiphon sulcatus* — в верховьях Тиссы; *Trachelomonas oblonga* var. *punctata*, *Phacus alatus* var. *alatus* — в р. Боржава; *Phacus alatus* var. *lemmermannii* — в р. Рика; *Strombomonas asymmetrica*, *Peranema trichophorum* — в р. Терешва (табл. 4).

Значительное число видов эвгленовых, которые в других районах УССР довольно распространены (*Strombomonas acuminata*, *S. urceolata*, *Euglena caudata*, *E. deses*, *E. texta*, *E. pascheri*, *E. vagans*, *Lepocinclis ovum*, *L. steinii*, *Phacus acuminatus*, *Ph. curvicauda*, *Ph. pleuronectes*, *Ph. orbicularis*), в реках Закарпатской обл. имеют ограниченные местонахождения.

Из редких эвгленовых здесь отмечены *Phacus angulatus*, *Ph. megalopsis*, *Strombomonas eurystoma*, *Trachelomonas intermedia* f. *spinifera*, *T. komarovii*, *T. lacustris* var. *sabulata*, *T. incerta* и *T. polymorpha*. До последнего времени были известны их единичные местонахождения на территории Украины. *Strombomonas gibberosa* var. *longicollis* впервые найден в УССР.

В заключение отметим, что из обнаруженных 86 видов, разновидностей и форм 72 приводятся впервые для рек Закарпатской обл. Исследуемые нами реки, за исключением р. Серне, большим видовым разнообразием не отличались.

ЛИТЕРАТУРА

А с а у л З. І. (1968). Про поширення евгленових водоростей у річках Українських Карпат. Укр. бот. ж., 25, 6. — Ш м и д т В. М. (1974). Количественные показатели в сравнительной флористике. Бот. ж., 59, 7. — S z a b a d o s М. (1949). Hydrobiological investigation of the waters of Carpatho-Ukraine (USSR). Acta Bot., 4, 1—6.

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев.

Получено 24 III 1978.

С. К. Кожевникова, Л. В. Махаева

ТИПЫ ЗАСОРЕННОСТИ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ КУЛЬТУР КРЫМА

S. K. KOZHEVNIKOVA, L. V. MAKHAIEVA. TYPES
OF CONTAMINATION OF CULTIVATED PLANTS IN CRIMEA

На основании пятилетнего обследования культурной растительности проведено районирование Крымского п-ова по типам засоренности и составу засорителей сельскохозяйственных культур. Приводятся списки основных сорняков для каждой культуры по выделенным районам.

Предпосылкой для правильной организации борьбы с сорными растениями (химической, агротехнической, биологической) служит установленный состав основных засорителей, который определяет характер засоренности сельскохозяйственных культур, показывает связь их с культурными растениями и внешними условиями.

Авторами в течение пяти лет (1971—1975) проводилось обследование посевов и посадок сельскохозяйственных культур маршрутно-полевым методом (Комаров, 1934; Станцевичус, 1964; Миркин и др., 1968; План, программа и общая методика. . . , 1971). При описании агроценозов учитывались видовой состав, проективное обилие и другие фитоценотические показатели на 25 площадках (0.25 м²), которые закладывались в пределах пробной площади в случайном распределении. В результате выявлены состав сорной флоры, коомбинации совместно встречающихся видов, а также обилие и степень участия основных засорителей в сообществах культурных растений (Кожевникова, Махаева, 1975).

На основании материалов по засоренности посевов выделены характерные засорители и типы засоренности не только для всего Крыма в целом, но и для отдельных природных районов, что позволяет более правильно распределять химические средства защиты растений и находить рациональные пути очищения полей от сорняков.

Типы засоренности устанавливались по способам размножения доминирующих видов (Казакевич, Смирнов, 1964).

Прежде всего мы приводим по каждой культуре перечень общих для всех районов видов, обязательно встречающихся в данной культуре на занятых ею площадях, но с различным обилием. В дальнейшем для избежания повторения указанные виды не будут названы среди сорных доминантов и сопутствующих видов в соответствующих культурах.

В виноградниках состав постоянных засорителей, которые являются к тому же доминирующими видами, следующий: *Convolvulus arvensis*,¹ *Cirsium incanum*, *Lepidium draba*, *Euphorbia virgata*, *Cynodon dactylon*, из малолетников — *Chenopodium album*, *Amaranthus retroflexus*, *A. blitoides*, *Xanthium strumarium*, *Lactuca serriola*, *Setaria viridis*.

В садах к постоянным видам также относятся сорняки, часто выступающие в роли доминантов. Из многолетников это *Convolvulus arvensis*, *Cirsium incanum*, *Lepidium draba*, *Euphorbia virgata*, *Elytrigia repens*, *Cynodon dactylon*, из малолетников — *Chenopodium album*, *Amaranthus retroflexus*, *A. blitoides*, *Sonchus oleraceus*, *Xanthium strumarium*, *Lactuca serriola*.

В овощных культурах среди постоянных видов доминируют малолетники *Chenopodium album*, *Amaranthus retroflexus*, *A. blitoides*, *Xanthium strumarium*, *X. spinosum*, *Sinapis arvensis*, *Solanum zelenetzki*, *S. nigrum*, *Sonchus oleraceus*, *Polygonum convolvulus*, *Setaria viridis*, *Echi-*

¹ Названия растений даются по «Определителю высших растений Крыма» (1972) и «Своду дополнений и изменений к «Флоре СССР»» (тт. I—XXX) С. К. Черепанова (1973).

nochloa crus-galli; многолетники *Convolvulus arvensis*, *Cirsium incanum* редко являются доминантами.

Подобная картина наблюдается и на табачных полях, где к доминантам принадлежат малолетние виды *Polygonum convolvulus*, *Chenopodium album*, *Amaranthus retroflexus*, *A. blitoides*, *Xanthium spinosum*, *Sonchus oleraceus*, *Solanum nigrum*, *S. zelenetzskii*, *Rapistrum rugosum*.

В зерновых культурах постоянно встречающиеся многолетники — *Convolvulus arvensis* и *Cirsium incanum* — никогда не бывают доминантами. В состав преобладающих видов входят малолетние сорняки *Chenopodium album*, *Polygonum convolvulus*, *Descurainia sophia*, *Delphinium orientale*, *Bifora radians*, *Papaver rhoeas*, *Centaurea depressa*, *Sinapis arvensis*.

В пропашных доминантами являются как многолетние постоянные виды (*Convolvulus arvensis* и *Cirsium incanum*), так и малолетники *Chenopodium album*, *Amaranthus retroflexus*, *A. blitoides*, *Xanthium strumarium*, *Sinapis arvensis*, *Rapistrum rugosum*.

На небольшой по размерам территории Крыма выделяются четыре физико-географические зоны (Южный берег, горно-лесная, предгорье, степная), отличающиеся большим разнообразием природных условий, оказывающих определенное влияние на состав сорной растительности.

Наши исследования дают основание для выделения в пределах Крымской обл. семи районов, характеризующихся различными типами засоренности с приуроченностью к ним тех или иных засорителей, требующих иногда специальных мероприятий по их уничтожению; западное Южнобережье, восточное Южнобережье, предгорье и горный Крым, центральная часть степного Крыма, восточная часть степного Крыма, западная часть степного Крыма, Присивашье.

Выделенные по типам засоренности сельскохозяйственных культур районы соответствуют геоботаническим (Рубцов и др., 1966) и почвенно-климатическим районам Крыма (Кочкин, 1964). Таким образом, утверждение о влиянии почв и климата на распространение сорняков (Мальцев, 1935; Котт, 1947) сохраняется и в настоящее время, несмотря на общее улучшение агрофона и создание целого ряда предупредительных и истребительных мер по борьбе с сорными растениями.

Изучение сорной растительности, проводившееся прежде в Крыму, охватывало или отдельные районы (Слизик, 1961) или определенные культуры (Мирошниченко, 1958). Районы степного Крыма по типам засоренности овощных культур территориально совпадают с районами, установленными в результате наших исследований и выделенными по типам засоренности всех сельскохозяйственных культур Крыма, поэтому мы сохраняем названия, предложенные Е. Я. Мирошниченко.

Западное Южнобережье занимает узкую полосу вдоль южного склона Крымских гор от мыса Айя до Гурзуфа. Климат — средиземноморский с зимними дождями и сухим жарким летом. Количество осадков — 400—600 мм. Почвы — субтропического типа, коричневые и бурые, суглинисто-щебенчатые. К основным культурам этого района относятся табак и виноград.

В виноградниках преобладает корнеотпрысковый тип засорения, образуемый комплексом вышеуказанных константных видов и менее постоянными доминантами *Falcaria vulgaris*, *Eryngium campestre*, *Sonchus arvensis*, *Cichorium intybus*, *Plantago lanceolata*, реже *Clematis vitalba*, *Lathyrus tuberosus*. Иногда он замещается корнеотпрысково-корневищевым и тогда доминируют *Equisetum ramosissimum*, *Salvia verticillata*, *Elytrigia repens*, *Mentha longifolia*. На отдельных участках злостными засорителями стали *Ailanthus altissima*, *Helminthia echinoides*, *Pulicaria uliginosa*.

В посадках табака — малолетниковый тип засорения, в котором, помимо основной группы засорителей, участвуют следующие доминанты: *Polygonum aviculare*, *Anagallis arvensis* и содоминанты *Diplotaxis muralis*, *Mentha longifolia*, *Chondrilla juncea*, *Euphorbia virgata*.

Описываемый район отличается не только типами, но и более высокой степенью засоренности, причина которой лежит в обстоятельствах, затрудняющих механизированную обработку почвы.

В ранневесеннее и зимнее время в виноградниках обильно развиваются зимующие сорняки *Capsella bursa-pastoris*, *Lamium amplexicaule*, *Fumaria officinalis*, *Stellaria media*, *Veronica hederifolia*, *V. persica*, *Descurainia sophia*, *Senecio vulgaris*, *Erodium cicutarium*.

Восточное Южное побережье представляет собой продолжение полосы Южного берега Крыма от Гурзуфа до Судака. По климатическим и почвенным условиям часть этого района (Гурзуф—Алушта) сходна с западным районом. На отрезке от Алушты до Судака количество осадков уменьшается до 200 мм, а климат приближается к климату умеренно теплых полупустынь с жарким летом (Бабков, 1961). Почвы коричнево-бурые и бурые. К основным культурам, кроме табака и винограда, относятся плодовые и эфирномасличные (роза, лаванда).

В виноградниках чаще встречается корнеотпрысково-малолетниковый, реже малолетниковый типы засорения. При этом в числе доминантов бывают такие виды, как *Polygonum aviculare*, *Anagallis arvensis*, *Hordeum leporinum*, *Crepis micrantha*, *Zerna sterilis*, *Daucus carota*, *Elytrigia repens*, *Cichorium intybus*, *Chondrilla juncea*, из содоминантов *Xanthium californicum*, *Avena ludoviciana*, *Hordeum bulbosum*, *Picnometon acarna*, *Crepis rheoadifolia*. Свойственны только этому району и иногда обильно представлены *Rubia tinctorum*, *Nonnea pulla*, *Lycium barbarum*, *Anthemis cotula*, *Tripleurospermum inodorum*.

В посадках табака тип засоренности и состав основных засорителей почти такие же, как на западном Южном побережье. Из многолетников к перечисленным доминантам добавляется *Cynodon dactylon*, из малолетников — *Xanthium strumarium*, *Diploaxis muralis*.

В садах чаще корнеотпрысково-малолетниковый, реже корневищевомалолетниковый типы засорения. В первом случае группа доминантов пополняется *Cichorium intybus*, *Plantago lanceolata*, *Medicago sativa*, *Rumex stenophyllus*, *Rubus tauricus*, *Hordeum leporinum*, во втором — *Equisetum ramosissimum*, *Salvia verticillata*, *Mentha longifolia*. Состав малолетних доминантов в обоих типах засорения почти не изменяется: *Mercurialis annua*, *Daucus carota*, *Melilotus officinalis*, *Hordeum leporinum*, *Atriplex nitens*.

Предгорье и горный Крым. Основная часть земельных угодий сосредоточена в предгорьях, которые занимают высоты от 150 до 500 м над ур. м. Количество осадков в предгорьях 350—500 мм, климат характеризуется как климат умеренно-теплого лесостепья (Бабков, 1961). Почвы комплексные, дерново-карбонатные, коричневые и предгорные черноземы. Несмотря на разнообразие природных условий и довольно богатый видовой состав сорняков, разграничение района по типам засоренности затруднено. Большая часть площади занята садами и виноградниками, меньшая — остальными культурами: табаком, эфирномасличными, овощными, пропашными, зерновыми.

В виноградниках преобладает смешанный тип засорения, чаще малолетниково-корнеотпрысковый, реже корневищевомкорнеотпрысковый. При корнеотпрысковом типе в различных комбинациях с константными видами доминируют *Chondrilla juncea*, *Cichorium intybus*, *Coronilla varia*, *Sonchus arvensis*, *Lathyrus tuberosus*, при корневищевом — *Diploaxis tenuifolia*, *Elytrigia repens*, *Salvia verticillata*, *Phragmites communis*, иногда *Aristolochia clematidis*. В состав малолетних доминантов, участвующих во всех типах засоренности, входят *Polygonum convolvulus*, *Solanum zelenetzki*, *S. nigrum*, *Centaurea diffusa*, *Sonchus oleraceus*, *Sinapis arvensis*, *Anagallis arvensis*.

Сады характеризуются корнеотпрысковым и малолетниково-корнеотпрысковым типами засорения. К доминантам, дополняющим постоянный набор видов, здесь относятся *Cichorium intybus*, *Sonchus arvensis*, из малолетников — *Mercurialis annua*, *Sinapis arvensis*, *Xanthium spinosum*,

Polygonum aviculare, *P. convolvulus*, *Xanthium californicum*, *Anagallis arvensis*.

В посадках табака тип засорения корнеотпрысково-малолетниковый. В комплексе основных доминантов участвуют *Chondrilla juncea*, *Lepidium draba*, *Echinochloa crus-galli*, *Sinapis arvensis*, *Mercurialis annua*, *Polygonum convolvulus*, менее обильны *Diplotaxis tenuifolia*, *Datura stramonium*, *Hyoscyamus niger*, *Stachys neglecta*.

В овощных культурах — также корнеотпрысково-малолетниковый тип засорения. В составе преобладающих сорняков находятся *Datura stramonium*, *Xanthium californicum*, *Diplotaxis tenuifolia*, *Euphorbia falcata*, *E. virgata*, *Sonchus arvensis*, *Lathyrus tuberosus*.

Пропашные культуры (кукуруза, подсолнечник) также имеют корнеотпрысково-малолетниковый, реже — малолетниково-корнеотпрысковый типы засорения. Основные доминанты у этих культур одинаковы. Из многолетников дополнительно к константным видам следует назвать *Chondrilla juncea*, *Lathyrus tuberosus*, из малолетников — *Mercurialis annua*, *Polygonum convolvulus*, *Anagallis arvensis*, *Sonchus oleraceus*, *Stachys neglecta*, *Echinochloa crus-galli*, *Reseda lutea*, *Melilotus officinalis*, *Solanum nigrum*, *S. zelenetzskii*, *Diplotaxis muralis*, *Xanthium spinosum*.

В зерновых тип засорения малолетниковый. Набор основных доминантов, помимо указанных вначале сорняков, складывается из *Anagallis arvensis*, *Stachys neglecta*, *Reseda lutea*, *Mercurialis annua*, *Chondrilla juncea*, *Euphorbia virgata*. В восточной части иногда доминируют *Lycopsis arvensis*, *Cerastium perfoliatum*, в западной — *Nigella arvensis*, *Anchusa stylosa*.

Центральная часть степного Крыма, как и вся степная зона, характеризуется климатом умеренно-теплых степей, но с более резко выраженной континентальностью и несколько лучшим увлажнением. Годовое количество осадков бывает в пределах от 300 до 800 мм. Рельеф местности холмистый, от 0 до 150 м над ур. м. Из почвенных разностей преобладают южные черноземы на рыхлых осадочных породах, лишь на незначительной части территории — южные предгорные черноземы и дерново-карбонатные почвы. Посевные площади заняты преимущественно зерновыми, пропашными культурами и виноградниками, значительно меньше — садами и овощными культурами.

Для зерновых обычным является малолетниковый тип засорения с различным составом доминантов в яровых и озимых культурах. В первом случае дополнительный набор доминантов представлен *Erysimum repandum*, *Rapistrum rugosum*, *Anagallis arvensis*, *Salsola ruthenica*, *Chondrilla juncea*, содоминанты — *Sisymbrium orientale*, *S. altissimum*, *Camelina microcarpa*. Во втором — *Cerastium perfoliatum*, *Lamium amplexicaule*, *Veronica hederifolia*, *V. persica*, *Capsella bursa-pastoris*, *Fumaria officinalis*.

В виноградниках встречается как корнеотпрысково-малолетниковый, так и малолетниково-корнеотпрысковый типы засорения. В том и другом случаях доминанты представлены постоянным комплексом сорняков и следующими видами: *Cynanchum acutum*, *Coronilla varia*, *Falcaria vulgaris*, *Reseda lutea*, *Centaurea diffusa*, *Melilotus officinalis*, *Papaver dubium*, *P. rhoeas*, *Anchusa italica*, *Xanthium californicum*, *Sisymbrium orientale*.

Сады характеризуются малолетниково-корнеотпрысковым типом засорения. В числе доминантов наблюдается *Cynanchum acutum*, *Cichorium intybus*, *Setaria viridis*, *Sinapis arvensis*, *Polygonum convolvulus*; из субдоминантов — *Papaver rhoeas*, *Crepis rheadifolia*, *Melilotus officinalis*, *Conium maculatum*.

В овощных культурах тип засорения малолетниковый. Перечень доминирующих видов дополняется *Descurainia sophia*, *Stachys neglecta*, *Chondrilla juncea*, *Euphorbia virgata* и содоминантами *Xanthium californicum*, *Datura stramonium*.

В пропашных — тип засорения смешанный, корнеотпрысково-малолетниковый или малолетниково-корнеотпрысковый. Доминанты пред-

ставлены следующими видами: *Chondrilla juncea*, *Lepidium draba*, *Polygonum convolvulus*, *Salsola ruthenica*, содоминанты — *Solanum nigrum*, *S. zelenetzskii*, *Reseda lutea*, *Rapistrum rugosum*, *Stachys neglecta*, *Brassica elongata*.

Восточная часть степного Крыма охватывает Керченский п-ов (без полосы, примыкающей к Сивашу) и участок степной части за перешейком (до пос. Кировского). В климатическом отношении отличается более мягкой зимой и очень засушливым летом. На южной оконечности Керченского п-ова проявляется особая разновидность климата — умеренно-теплых полупустынь, где выпадает наименьшее для всего Крыма количество осадков (200 мм). Почвенный покров состоит из южных черноземов и темнокаштановых почв.

На территории района преобладают зерновые культуры с малолетниковым типом засорения. К постоянным засорителям здесь присоединяются *Salsola ruthenica*, *Rapistrum rugosum*, *Erysimum repandum*, *Reseda lutea*, *Anagallis arvensis*, изредка — *Acroptilon repens*, *Geranium tuberosum*.

В виноградниках в основном малолетниково-корнеотпрысковый тип засорения, иногда — малолетниково-корневищевый. В первом случае совокупность основных сорняков характеризуется участием *Cynanchum acutum*, *Sonchus arvensis*, *Acroptilon repens*, *Polygonum convolvulus*, *Reseda lutea*, *Atriplex nitens*, *Sisymbrium orientale*, во втором — *Cynodon dactylon*, *Elytrigia repens*, *Diplotaxis tenuifolia*.

В садах корнеотпрысковый тип засорения с дополнительными доминантами — *Cynanchum acutum*, *Chondrilla juncea*, *Cichorium intybus*, *Acroptilon repens*, *Centaurea diffusa*, *Sinapis arvensis*, *Salsola ruthenica*, *Anagallis arvensis*, *Xanthium californicum*.

В овощных — малолетниковый тип засорения, при котором постоянные виды сочетаются со следующими сорняками: *Reseda lutea*, *Chenopodium urbicum*, *Rapistrum rugosum*, *Acroptilon repens*.

Пропашные (кукуруза, подсолнечник) имеют как малолетниково-корнеотпрысковый, так и корнеотпрысково-малолетниковый типы засорения с доминантами *Chondrilla juncea*, *Falcaria vulgaris*, *Acroptilon repens*, *Polygonum convolvulus*, *Salsola ruthenica*, *Anagallis arvensis*, *Xanthium californicum*, *Reseda lutea*, *Lathyrus tuberosus*. Перечисленные виды комбинируются с постоянными сорняками в различных пропорциях.

Западная часть степного Крыма включает Тарханкутский п-ов и прилегающую к нему степную часть (соответствует Тарханкутско-Сарыбашскому геоботаническому району). Климат с мягкой и короткой зимой, затяжной, теплой и самой продолжительной в степном Крыму осенью и засушливым летом. Почвы — маломощные и малоразвитые черноземы на плотных породах или южные черноземы на рыхлых осадочных породах.

Зерновые культуры с малолетниковым типом засорения относятся к преобладающим территориально, несмотря на широкое распространение многолетников, которые иногда входят в состав доминантов: *Lepidium draba*, *Chondrilla juncea*, *Geranium tuberosum*, *Lathyrus tuberosus*, наряду с малолетниками *Salsola ruthenica*, *Euphorbia falcata*, *Rapistrum rugosum*, *Erysimum repandum*.

В виноградниках обычно встречается малолетниково-корнеотпрысковый тип засорения, который образуется в результате сочетания постоянных засорителей с теми или иными видами из следующего перечня: *Cynanchum acutum*, *Falcaria vulgaris*, *Coronilla varia*, *Polygonum convolvulus*, *Sonchus oleraceus*, *Centaurea diffusa*, *Reseda lutea*, *Melilotus officinalis*. Иногда бывает малолетниково-корневищевый тип засорения и доминируют *Cynodon dactylon*, *Elytrigia repens*. Состав малолетних доминантов почти не изменяется.

В садах корнеотпрысково-малолетниковый тип засорения. Состав преобладающих видов здесь пополняется *Cichorium intybus*, *Cynanchum acutum*, *Falcaria vulgaris*, *Setaria viridis*, *Echinochloa crus-galli*, *Polygonum convolvulus*, *Carduus nutans*.

О в о щ н ы е культуры имеют малолетниковый тип засорения с участием основных засорителей: *Salsola ruthenica*, *Anagallis arvensis*, *Diplotaxis muralis*, *Chondrilla juncea*, *Lepidium draba*, *Acroptilon repens*.

В п р о п а ш н ы х встречается как малолетниковый, так и корнеотпрысково-малолетниковый типы засорения. Кроме постоянных сорняков, здесь отмечены доминанты: *Polygonum convolvulus*, *Stachys neglecta*, *Diplotaxis muralis*, *Salsola ruthenica*, *Amaranthus albus*, *Xanthium californicum*, *Lepidium draba*, *Cynanchum acutum*, *Acroptilon repens*.

П р и с и в а ш ь е включает Присивашскую и Каркинитскую низины со средними абсолютными высотами от нескольких метров до 50. Прибрежное положение этого района не сказывается на климате, который отличается умеренно-мягкой зимой, более продолжительной, чем в других районах равнинного Крыма. Количество осадков — 300—350 мм, выпадающих в первую половину года. Вторая половина года и особенно лета очень засушливы. Почвы темнокаштановые с солонцами и солончаками.

По занимаемой площади в этом районе преобладают з е р н о в ы е культуры с малолетниковым, обычным для них типом засорения. В набор доминантов здесь входят *Sisymbrium orientale*, *S. altissimum*, *Erysimum repandum*, *Galium tricornutum*, *Fumaria vaillantii*, *Lamium amplexicaule*, *Lepidium draba*, *Falcaria vulgaris*, *Chondrilla juncea*.

Особое место занимают посевы р и с а, которые в силу особенностей агротехники имеют специфический набор доминантов: *Echinochloa oryzoides*, *Bolboschoenus maritimus*, *Alisma plantago-aquatica*, *Cyperus difformis*, *Typha angustifolia*.

Малолетниковый тип засорения свойствен также о в о щ н ы м культурам, где встречаются в роли доминантов следующие виды: *Chenopodium urbicum*, *Sisymbrium altissimum*, *Hibiscus trionum*, *Polygonum aviculare*, *P. lapathifolium*, *Myagrum perfoliatum*, *Acroptilon repens*.

В п р о п а ш н ы х культурах (кукуруза, подсолнечник) тип засорения смешанный, преимущественно корнеотпрысково-малолетниковый, иногда — малолетниково-корнеотпрысковый с основными доминантами *Cynanchum acutum*, *Lepidium draba*, *Acroptilon repens*, *Polygonum convolvulus*, *Descurainia sophia*.

В в и н о г р а д н и к а х корнеотпрысковый тип засорения. Комплекс постоянных засорителей дополняется рядом доминантов: *Chondrilla juncea*, *Falcaria vulgaris*, *Acroptilon repens*, *Cynanchum acutum*, к малолетним относятся *Sonchus oleraceus*, *Sisymbrium orientale*, *Sinapis arvensis*, *Reseda lutea*.

В с а д а х — также корнеотпрысковый тип засорения с тем же самым набором многолетних доминантов: *Cynanchum acutum*, *Falcaria vulgaris*, *Acroptilon repens*, *Euphorbia virgata*; состав малолетних доминантов иной: *Atriplex nitens*, *Echinochloa crus-galli*, *Setaria viridis*.

Из вышесказанного следует, что типы засоренности и состав засорителей сельскохозяйственных культур в условиях Крыма определяется многими факторами: климатическими условиями, экологическими особенностями участков, на которых размещаются посевные площади, агротехническими приемами, а также составом местной природной флоры. Помимо общей группы засорителей, встречающейся во всех культурах и районах Крыма, имеются виды, или приуроченные к одной из культур, или с ограниченным распространением, но тоже требующие проведения мероприятий по их уничтожению.

ЛИТЕРАТУРА

- Б а б к о в И. И. (1961). Климат Крыма. — К а з а к е в и ч Л. И., Б. М. С м и р н о в. (1961). Изучение особенностей возобновления и размножения, состава и распределения сорняков на Юго-Востоке. Тр. инст. с. х. Юго-Вост., 21. — К о ж е в н и к о в С. К., Л. В. М а х а е в а. (1975). Сорные растения полевых и садовых культур Крыма. Тр. Никитск. бот. сада, 62. — К о м а р о в Н. Ф. (1934). Методика изучения сорной растительности. Сов. бот., 3. — К о т т С. А. (1947). Биологические особенности сорных растений и борьба с засоренностью почвы. — К о ч к и н М. А. (1964). Почвенно-климатическое районирование Крымского полу-

острова. Тр. Никитск. бот. сада, 37. — М а л ь ц е в А. И. (1935). Сорная растительность СССР. — М и р к и н Б. М., Ф. М. Х а н о в, Д. Н. К а р п о в, А. В. Д е н и с о в а. (1968). Об особенностях классификации агроценозов. Уч. зап. Башк. гос. унив., 32. — М и р о ш н и ч е н к о Е. Я. (1958). Типы засоренности овощных культур в различных зонах Крыма. Изв. Крымск. гос. пед. инст., 31. — П л а н, программа и общая методика исследований по изучению сорной растительности и разработке мер борьбы с ней в СССР на 1971—1980 гг. (1971). — Р у б ц о в Н. И., И. Н. К о т о в а, Л. В. М а х а е в а. (1966). Растительный покров. В кн.: Ресурсы поверхностных вод СССР, Крым, Молдавия, 6—4. — С л и з и к Л. Н. (1961). Очерк сорной растительности Керченского полуострова. Тр. Никитск. бот. сада, 35. — С т а н ц е в и ч у с А. С. (1964). Посевы как объект геоботаники. В кн.: Изучение растительного покрова острова Сааремаа. Инст. зоол. и ботан. АН Эст. ССР.

Никитский ботанический сад,
Ялта.

Получено 30 X 1978.

И. А. Попова

УДК 581.132

О ВАРИАБЕЛЬНОСТИ ВЕЛИЧИНЫ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЙ ЕДИНИЦЫ

I. A. P O P O V A. ON THE VARIABILITY OF PHOTOSYNTHETIC UNIT VALUE

Приведен обзор исследований А. Вилда вариабельности величины фотосинтетической единицы у мутантов хлореллы и у высших растений, выросших в различных световых условиях. Описан оригинальный подход для расчета величины фотосинтетической единицы, основанный на измерении максимальной интенсивности фотосинтеза и содержании хлорофилла. Бледно-зеленый мутант хлореллы и растения горчицы, выросшие на ярком свете, характеризуются меньшими размерами светособирающего пигментного комплекса, т. е. фотосинтетической единицы.

С 1967 г. во Франкфурте в Ботаническом институте А. Вилд, К. Эгле, Х. Граль и другие исследователи изучают вариабельность величины фотосинтетической единицы у водорослей и высших растений и определяют значение этой вариабельности для интенсивности фотосинтеза. Результаты этих исследований были доложены на международных конгрессах по фотосинтезу во Фройденштадте (ФРГ) (Wild, 1969) и в Стрезе (Италия) (Wild, Zickler, 1972).

Вильштеттер и Штоль (Willstätter, Stoll, 1918) показали, что высшие растения желтой расы имеют более высокую интенсивность фотосинтеза в расчете на хлорофилл, чем зеленые растения. Наблюдается некоторая аналогия этого явления с тем фактом, что большинство светолюбивых форм растений также обнаруживают наряду с пониженным содержанием хлорофилла большую по сравнению с теневыносливыми формами интенсивность фотосинтеза. Имеется несколько точек зрения, объясняющих эти различия. Так, например, Бьоркман (Björkman, 1968) и Гауль (Gauhl, 1969) считают, что повышенная интенсивность фотосинтеза у светолюбивых растений связана с повышенной активностью карбоксидисмутазы. Вилд в своих работах пытается объяснить это явление с точки зрения первичных процессов фотосинтеза, принимая во внимание варьирование величины фотосинтетической единицы.

По современным представлениям, хлорофилл в хлоропластах разнофункционален: есть хлорофилл антенн или светособирающий хлорофилл и хлорофилл реакционного центра, принимающий непосредственное участие в превращении световой энергии в химическую. В совокупности они и образуют фотосинтетическую единицу. Изучение величины фотосинтетической единицы проводилось до сих пор с помощью сложной техники при использовании импульсного света высоких интенсивностей.

Вилд (Wild, 1967; Wild, Egle, 1967, 1968a, 1969; Wild, Zickler, 1972) предложил оригинальный подход для расчета этой величины, основанный на измерении максимальной величины интенсивности фотосинтеза и со-

держания хлорофилла. Этот подход был разработан на основе опытов с хлореллой. Нам представляется необходимым описать его подробно.

Исследовались два штамма *Chlorella pyrenoidosa*: дикий зеленый тип и бледно-зеленый мутант. При оптимальных условиях освещения и снабжения CO_2 максимальная интенсивность фотосинтеза составляла у дикого штамма 180 мкмоль CO_2 /час · мг хлорофилла, у мутанта она была в 2.5 раза выше и составляла 482 мкмоль CO_2 /час · мг хлорофилла. Содержание хлорофилла у мутанта было в 5 раз ниже, чем у растений в естественных условиях.

Исходя из этих результатов для каждого типа хлореллы определялась величина фотосинтетической единицы, т. е. число светособирающих молекул хлорофилла, участвующих в одном акте фотосинтеза (однократное возбуждение реакционного центра). С этой целью сначала подсчитывалось число молекул хлорофилла, участвовавших в восстановлении одной молекулы CO_2 . Для этого содержание хлорофилла в миллиграммах, на которое был рассчитан фотосинтез, необходимо перевести в число молекул. Это делается, учитывая молекулярный вес хлорофилла 895 («а»+«б» в соотношении 3 : 1) и количество его молекул в грамм-молекуле ($6.06 \cdot 10^{23}$ молекул). Далее интенсивность фотосинтеза, выраженная в молях CO_2 (180 и 482 микромоля соответственно для дикого типа и мутанта) переводится, используя число Авогадро, в молекулы CO_2 . Время, за которое рассчитывается интенсивность фотосинтеза, уменьшено, берется 10^{-2} с вместо 1 ч. Это то минимальное время, за которое может восстановиться одна молекула CO_2 . Учитывая эти пересчеты для дикого штамма и мутанта определяется число молекул хлорофилла, участвующих в восстановлении одной молекулы CO_2 .

Для дикого штамма

$$\frac{6.06 \cdot 10^{20} \cdot 3600}{895 \cdot 180 \cdot 6.06 \cdot 10^{17} \cdot 10^{-2}} = 2234 \text{ молекулы хлорофилла};$$

Для мутанта

$$\frac{6.06 \cdot 10^{20} \cdot 3600}{895 \cdot 482 \cdot 6.06 \cdot 10^{17} \cdot 10^{-2}} = 835 \text{ молекул хлорофилла.}$$

Полученные величины еще не характеризуют величины фотосинтетической единицы, так как восстановление одной молекулы CO_2 происходит в результате не одного, а нескольких фотохимических актов. Восстановление одной молекулы CO_2 до уровня углеводов, исходя из основного уравнения фотосинтеза, сопровождается переносом 4 атомов водорода e^- . Для переноса одного атома водорода требуется участие двух фотосистем. Один квант может вызывать в реакционном центре только одну элементарную реакцию. Следовательно, для восстановления одной молекулы CO_2 требуется 8 квантов.¹ Если разделить число молекул хлорофилла, принимающих участие в восстановлении одной молекулы CO_2 (2234 молекулы для дикого штамма и 835 для мутанта), на число квантов (8), участвующих в восстановлении одной молекулы CO_2 , то получится число молекул хлорофилла, участвующих в поглощении и передаче в реакционный центр одного кванта. Это будет величина фотосинтетической единицы. У дикого штамма она равнялась 279 молекулам хлорофилла, а у мутанта соответственно — 104 (расчет ведется, исходя из предположения, что в обеих фотосистемах величина фотосинтетической единицы одинакова).

Таким образом, на основании опытов и расчетов Вилд приходит к выводу, что дикий штамм хлореллы и мутант различаются по величине фотосинтетической единицы. Это определяет, по его мнению, различия в величине интенсивности их фотосинтеза. Уменьшение величины соот-

¹ В литературе показано, что эта величина, экспериментально измеренная, может варьировать.

ветствующего комплекса пигмента компенсируется у мутанта возможностью использовать свет более высокой интенсивности. Более позднее световое насыщение и более высокий уровень плато на световых кривых у мутанта по сравнению с диким типом были подтверждены автором экспериментально (Wild, 1969). Предполагается, что уменьшение величины фотосинтетической единицы сопровождается усилением эффективности передачи энергии в реакционный центр. Действительно, у мутанта хлореллы поглощаемая энергия транспортируется в реакционный центр с выходом 100 %, а у дикого штамма — 80—90 % (Wild, Egle, 1969).

Описанный выше подход оценки величины фотосинтетической единицы был использован Гралем и Вильдом (Grahl, Wild, 1972, 1973) при изучении тех изменений в фотосинтетическом аппарате, которые происходят при выращивании высших растений в различных световых условиях. Опыты проводились на горчице белой *Sinapis alba*. С 7-дневного возраста растения выращивались при различных интенсивностях света, т. е. экспериментально индуцировались два типа растений — «световой» и «теновой». Световой тип горчицы выращивался при интенсивности света $9 \cdot 10^4$ эрг/см²·с, а теновой при $0.5 \cdot 10^4$ эрг/см²·с. Время, за которое зацветала половина растений на сильном свете, равнялось 14, а на слабом свете — 33 дням. В течение роста растений измерялась динамика интенсивности фотосинтеза (Wild et al., 1971), содержание зеленых и желтых пигментов (Hager, Bertenrath, 1962; Ziegler, Egle, 1965) липохинонов (Lichtenthaler, 1968) и ферредоксина (San Pietro, Lang, 1958; Tagawa, Arnon, 1962).

Опыты показали, что различные световые условия выращивания горчицы сказались прежде всего на анатомической структуре листа (Grahl, Wild, 1973). Лист тенового типа имел однослойную палисадную паренхиму, клетки которой мало отличаются от клеток губчатой паренхимы. Лист светового типа обладал двуслойной палисадной паренхимой с сильно вытянутыми клетками. Лист светового растения имеет больший сухой и сырой вес на единицу поверхности, чем лист тенового растения.

У растений, выращенных на сильном и слабом свете, различный характер имела и световая зависимость интенсивности фотосинтеза. При выращивании растений на слабом свете компенсационная точка достигалась при более низких интенсивностях света. Увеличение интенсивности света вызывало линейное увеличение скорости фотосинтеза; при $0.4 \cdot 10^5$ эрг/см²·с начинало обнаруживаться насыщение. Световому типу требуется более высокая интенсивность света как для компенсационной точки, так и для светового насыщения. Максимальная интенсивность фотосинтеза у него почти в 3 раза выше, чем у тенового типа. Это отношение сохраняется как при расчете на единицу хлорофилла, так и при расчете на единицу поверхности. Следовательно, выращивание растений горчицы на ярком свете делает их более светолюбивыми, чем при выращивании на слабом свете. Наибольшая разница в интенсивности фотосинтеза наблюдается уже на пятый день.

Чем может быть объяснено различие в максимальной интенсивности фотосинтеза у горчицы, выращенной в различных световых условиях? Опыты показали, что спектральные кривые поглощения листа в видимой области спектра у растений обоих типов близки (Grahl, Wild, 1973). Значительные различия наблюдались в синей и ультрафиолетовой областях, где лист растений светового типа поглощает больше, чем лист тенового типа. Возможно, это связано с различием в толщине листа у обоих типов растений. Сходство кривых поглощения листа свидетельствует о том, что изменения в общем содержании пигментов вряд ли ответственны за различия в интенсивности фотосинтеза. Подробный количественный анализ показал, что содержание хлорофилла «б» и неоксантина совершенно одинаково у обоих типов растений. Содержание же хлорофилла «а», β-каротина, лютеина и виолаксантина несколько выше у «светового» типа. Особенно существенные различия наблюдались в соотношении пигментов. Отношение хлорофиллов «а» : «б» у растений, выращенных на сильном свете, равно 3.6, а на слабом свете — 3.0. Пребывание растений уже в течение одного

дня на ярком свете сильно изменяет отношение хлорофилл—каротиноиды с 4.8 до 3.7.

Содержание липохинонов при выращивании растений на ярком свете значительно увеличивается; особенно сильно синтезируются пластогидрохинон и α -токоферол. Окислительно-восстановительная система пластохинон/пластогидрохинон рассматривается автором как компонент электронного транспорта, функционирующий в фотосистеме II, а также как система, осуществляющая защиту фотосинтетического аппарата от фотоокисления (Lichtenthaler, 1969). К периоду цветения содержание липохинонов у светового типа было вдвое больше, чем у теневого. Так как количество хлорофилла на сильном свете возрастает мало, то отношение пластохинон/хлорофилл увеличивается у первого в большей степени, чем у второго. Содержание группы липохинонов продолжает увеличиваться на сильном свете даже после достижения максимального уровня фотосинтеза.

Уже в первые дни после перенесения растений на сильный свет у них начинает возрастать содержание другого компонента электрон-транспортной цепи, относящегося к I фотосистеме — ферредоксина. По истечении первой недели количество его достигает насыщения. Увеличение содержания ферредоксина и липохинонов на сильном свете является показателем новообразования электрон-транспортных цепей. Так как содержание хлорофилла в этот же промежуток времени только слегка возрастает, то видимо, можно объяснить разницу в скорости фотосинтеза у светового и теневого типов с позиций вариабельности величины фотосинтетической единицы. Применяя описанный выше (применительно к хлорелле) подход расчета величины фотосинтетической единицы, авторы высчитали, что у теневого типа горчицы на одну электрон-транспортную цепь (I+II фотосистемы) приходится 480 молекул хлорофилла, а у светового типа — 160. Аналогичные результаты получаются при расчете величины фотосинтетической единицы, исходя из представлений, что каждой электрон-транспортной цепи соответствует одна молекула ферредоксина. При этом получается, что у растений, выращенных на слабом свете, на одну молекулу ферредоксина приходится 480 молекул хлорофилла, а на сильном — 150 (Wild et al., 1972).

Таким образом, при выращивании растений на сильном свете образуются более малочисленные пигментные агрегаты — антенны, чем при выращивании растений на слабом свете, поэтому образование большего количества электрон-транспортных цепей у светового типа может быть обеспечено энергией и использовано для фотосинтеза без дополнительного синтеза хлорофилла. Уменьшение светособирающего комплекса хлорофилла компенсируется использованием света более высокой интенсивности.

Если приведенные автором расчеты справедливы, то один из путей приспособления фотосинтетического аппарата растений к интенсивности света состоит в изменении величины фотосинтетической единицы. Дальнейшие экологические исследования должны показать, имеет ли этот регуляторный механизм общее значение для светолюбивых и теневыносливых форм растений в природных условиях.

ЛИТЕРАТУРА

- Björkman O. (1968). Carboxydismutase activity in shade-adapted and sun-adapted species of higher plants. *Physiol. Plantarum*, 21, 1. — Gauthier E. (1969). Adaptive Differenzierung des Photosynthese-Apparates in Sonnen und Schatten-Ökotypen von *Solanum dulcamara* L. Dissertation. Frankfurt/M. — Grahl H., A. Wild. (1972). Die Variabilität der Grosse der Photosyntheseeinheit bei Licht- und Schattenpflanzen. *Z. Pflanzenphysiol.*, 67, 5. — Grahl H., A. Wild. (1973). Lichtinduzierte Veränderungen im Photosynthese-Apparat von *Sinapis alba*. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 86, 5/9. — Hager A., T. Bertenrath. (1962). Verteilungschromatographische Trennung von Chlorophyllen und Carotinoiden grüner Pflanzen an Dünnschichten. *Planta (Berl.)*, 58, 5. — Lichtenthaler H. K. (1968). Verbreitung und relative Konzentration der lipophilen Plastidenchinone in grünen Pflanzen. *Planta (Berl.)*, 81, 2. — Lichtenthaler H. K. (1969). Localization and functional concentrations of

lipoquinones in chloroplasts. In: H. Metzner. Progress in Photosynthesis Research, I: 304. Tübingen. — San Pietro A., H. M. Lang. (1958). Photosynthetic pyridine nucleotide reductase. I. Partial purification and properties of the enzyme from Spinach. J. biol. Chem., 231, 1. — Tagawa K., D. I. Arnon. (1962). Ferredoxins as electron carries in photosynthesis and in the biological production and consumption of hydrogen gas. Nature (Lond.), 195: 4841. — Wild A. (1967). Photosyntheseleistung und Grösse der photosynthetischen Einheit. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 90, 11. — Wild A. (1969). The size of the photosynthetic unit and its variability in yellow mutants. In: H. Metzner. Progress in Photosynthesis Research, II: 871. Tübingen. — Wild A., K. Egle. (1967). Die Grösse der photosynthetischen Einheit bei normalgrünen Pflanzen und bei chlorophyllarmen Mutanten. Beitr. Biol. Pflanzen, 43, 3. — Wild A., K. Egle. (1968a). Die Grösse der photosynthetischen Einheit und ihre Variabilität. I. Bestimmung der Grösse der photosynthetischen Einheit. Beitr. Biol. Pflanzen, 45, 2. — Wild A., K. Egle. (1968). Die Grösse der photosynthetischen Einheit und ihre Variabilität. IV. Die Beziehung der CO₂ Fixierung zum Chlorophyllgehalt bei einer mutierten *Chlorella*. Photosynthese, 2, 4. — Wild A., K. Egle. (1969). Die Grösse der photosynthetischen Einheit und ihre Variabilität. III. Eine Erklärung für die hohe Photosyntheseleistung chlorophyllarmer Mutanten. Biol. Zbl. 88, 2. — Wild A., H. Grahl, H.-O. Zickler. (1972). Untersuchungen über den Ferredoxingehalt von experimentell induzierten Licht- und Schattentypen von *Sinapis alba*. Z. Pflanzenphysiol., 68, 3. — Wild A., H.-O. Zickler, H. Grahl. (1971). Weitere Untersuchungen zur Variabilität der photosynthetischen Einheit. Planta (Berl.), 97, 3. — Wild A., H.-O. Zickler. (1972). The amount of lipophilic quinones and ferredoxin in yellow *Chlorella* and *Antirrhinum* mutants in relation on the chlorophyll content. Proc. II-nd Intern. Congr. on Photosynthesis, 3: 2461. Hague. — Willstätter R. M., A. Stoll. (1918). Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure. Springer, Berlin. — Ziegler R., K. Egle. (1965). Zur quantitativen Analyse der Chloroplastenpigmente. I. Kritische Überprüfung der spektralphotometrischen Chlorophyll-Bestimmung. Beitr. Biol. Pflanzen, 41, 1.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 X 1978

УДК 581.143 : 581.43 : 582.738

Л. П. Ларина

РОСТ КОРНЕЙ ПРОРОСТКОВ *VICIA FABA* L. (*FABACEAE*) ПОСЛЕ ДЕКАПИТАЦИИ НА РАЗНЫХ УРОВНЯХ

L. P. LARINA. THE GROWTH OF ROOTS OF *VICIA FABA* L.
(*FABACEAE*) SEEDLINGS AFTER DECAPITATION AT THE DIFFERENT
LEVELS

Показана способность восстановления роста у корней проростков *Vicia faba* L. в зависимости от размера удаленной части апекса. Приведены данные о скорости роста декапитированных корней и контрольного варианта на первый, второй, третий и четвертый дни после декапитации.

В меристеме корня выделяется особая группа клеток, названная Клаусом полежащим центром, которые редко делятся при обычных условиях, но находятся в меристеме относительно долгое время (Clowes, 1959). Напротив, основная масса остальных клеток меристемы, часто делящихся, переходит в зону растяжения в течение нескольких дней.

Изучение перехода клеток из полежащего центра к активным делениям и поиски условий обратного перехода активно делящихся клеток в полежащий центр, где они редко делятся, представляют большой интерес для понимания закономерностей роста и механизмов его регуляции.

Одним из подходов к решению этой задачи может быть изучение роста декапитированных корней и установление максимальных размеров апикальной части меристемы, при удалении которой еще возможно восстановление меристемы и роста главного корня.

После выхода клеток из покоящегося центра детерминируется их дальнейший путь развития (Иванов, 1974). На небольшом расстоянии от покоящегося центра, различном у разных растений (см. ниже), детерминация может быть обратимой. В этом случае после удаления апикальной части меристемы до клеток, окончательно детерминированных, возможны регенерация меристемы и возникновение покоящегося центра. Напротив, при удалении большей части меристемы все клетки растягиваются и затем дифференцируются. Рост главного корня вскоре прекращается, однако на нем могут возникать боковые корни.

В ряде работ был определен размер участков меристемы, при удалении которого она может регенерировать. Основные работы были проведены на корнях злаков. По данным Беднара и Кады (Bednara, Kadej, 1971), корни проростков кукурузы сохраняют способность к длительному росту при удалении отрезка в 100 мкм выше чехлика, но при удалении 300 мкм рост прекращается через несколько дней. Аналогичные данные были получены Ивановым (1972). В опытах Фельдман (Feldman, 1976) корни проростков кукурузы, декапитированные на уровне 450—500 мкм, прекращают рост через несколько дней. В зависимости от размера удаленной части скорость роста корня менялась по-разному. Если удалялась незначительная часть меристемы, то скорость роста не менялась или даже слегка стимулировалась, однако при удалении всей меристемы или большей ее части рост корня быстро замедлялся.

Целью настоящей работы было выявление способности восстановления роста у корней проростков *Vicia faba* L. в зависимости от размера удаленной части апекса. Декапитация затрагивала часть меристемы, состоящую из покоящегося центра и различных по высоте участков, расположенных над покоящимся центром, которые точно измерялись для каждого декапитированного корня.

Методика исследования

Опыты поставлены на проростках конских бобов *Vicia faba* L. Для опыта подбирали группу семян крупноплодной и мелкоплодной формы, близких по размеру и окраске. Семена замачивали сутки в отстойной водопроводной воде, а затем их помещали во влажные опилки, кюветы ставили в темноту на пять-шесть суток в термостат при температуре 20° С. Пяти-шестидневные проростки помещали в стаканы объемом 500 мл (по 7—8 штук на стакан) на парафиновые круги, в которых были сделаны отверстия такого размера, чтобы боб не провалился в стакан, а выросшие боковые корни не ломались бы в момент измерения роста корней. Бобы росли на отстойной водопроводной воде в течение восьми дней. Декапитация проводилась специально заточенной бритвой 0.05 мм под лупой. Каждую декапитированную часть помещали в отдельную пробирку, фиксировали фиксатором Бродского, по обычной методике заливали в парафин и резали на микротоме. Полученные срезы окрашивали галлоцианином. На продольных срезах под микроскопом окулярной линейкой измеряли высоту чехлика, покоящегося центра и зону меристемы над покоящимся центром. Во всех опытах измеряли проростки каждого декапитированного корня, для каждого корня определяли размер удаленной части меристемы. Эти данные позволяли проанализировать зависимость роста корня от размера удаленной части меристемы после декапитации.

Результаты и обсуждение

Согласно литературным данным, покоящийся центр у проростков корней конских бобов представляет собой группу клеток, состоящую по высоте из двух-трех клеток (Павлова, 1975).

На наших препаратах наблюдалась аналогичная картина. У проростков корней конских бобов высота покоящегося центра в среднем составляла 49, чехлика — 550 мкм.

Рост корней после декапитации был различен, он зависел от величины удаленной части меристемы. Если декапитированный отрезок как у крупноплодной, так и у мелкоплодной формы был в пределах 300—700 мкм от границы чехлика, то корень продолжал расти весь срок опыта (8 дней), причем на 3—4-й день скорость роста резко замедлялась, а затем восстанавливалась снова (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1
Прирост корней в разные дни после декапитации (мм)

№ опыта	Крупноплодная форма				Мелкоплодная форма				Крупноплодная форма	
	контроль	декапитация	контроль	декапитация	контроль	декапитация	контроль	декапитация	контроль	декапитация
1	18.2	16.2	18.5	17.2	19.9	16.6	18.2	15.4	15.0	13.7
2	20.0	14.0	21.0	15.1	20.0	21.6	21.2	19.8	15.0	10.7
3	13.0	7.0	16.2	4.0	18.8	6.8	15.5	10.1	15.2	3.1
4	16.1	7.0	17.0	4.6	12.1	7.2	61.7	32.7	19.8	5.6
5	39.2	32.5	16.6	21.9	39.5	26.4			14.4	9.7
6									15.0	14.0
7							6.4	2.4	10.6	9.0
8	16.5	8.1	12.7	9.8	13.7	9.4		7.6		

Продолжение роста корней сразу идет за счет оставшихся после декапитации клеток, делящихся и растягивающихся. Остановка роста связана с тем, что хотя в меристеме есть клетки, но они еще не готовы к тому, чтобы начать растяжение. Затем, по прошествии необходимого времени, в декапитированных корнях вновь возникает покоящийся центр, рост корня продолжается.

Если удаленная часть превышала 700 мкм, то рост корня прекращался через три дня (табл. 2). При такой декапитации регенерация корня не происходит, так как нарушается соотношение между скоростью роста меристемы и переходом к растяжению.

ТАБЛИЦА 2
Рост корней конских бобов в зависимости от величины удаленной части меристемы (мкм)

Размер удаленной части меристемы	Реакция корня	Меристема	Реакция корня	Меристема	Реакция корня	Размер удаленной части меристемы	Реакция корня	Меристема	Реакция корня	Меристема	Реакция корня
555	+	385	+	700	—	294	+	957	—	580	+
408	+	378	+	672	+	707	—	850	—	392	+
358	+	438	+	646	+	720	—	928	—	393	+
622	+	570	+	455	+	878	—	969	—	500	+
290	+	569	+	446	+	612	+	790	—	357	+
386	+	337	+	531	+	605	+	720	—	340	+
523	+	692	—	440	+	548	+	840	—	385	+
375	+	617	—	687	—						

Примечание. + — корень продолжает расти за все время опыта, — корень прекращает рост за первые 3 дня.

Подсчет среднего прироста за 8 дней у декапитированных корней и контрольного варианта показал, что во всех опытах прирост у декапитированных корней меньше, чем у контрольных (табл. 3).

Следует отметить, что иногда, если рост главного корня после декапитации не восстанавливался, у декапитированных корней возникали два боковых корня на расстоянии 2—3 мм выше линии декапитации.

Об аналогичных результатах наблюдений появления боковых корней у декапитированных проростков кукурузы пишет Фельдман (Feldman, 1976).

Корни проростков конских бобов имеют более обширную меристему, чем корни проростков кукурузы, поэтому корни проростков конских бобов могут восстанавливать рост при удалении большей части меристемы. Существенно, что у обоих видов меристема может полностью регенерировать после удаления покоящегося центра и клеток, уже вышедших из него и перешедших к активному делению.

В заключение можно сделать следующие выводы.

1. Меристема корней конских бобов может регенерировать, если декапитация проведена на уровне не выше 700 мкм над покоящимся центром, что было установлено при изучении роста отдельных корней, у которых точно измерялся размер удаленной части меристемы.

2. Показано, что у проростков конских бобов после декапитации, не превышающей 700 мкм над покоящимся центром, скорость роста в первые два дня после декапитации не отличается от скорости роста в контроле. На третий день скорость роста замедляется и становится вдвое меньше, чем в контрольном варианте. Если декапитация проведена выше 700 мкм, рост корня на третий день прекращается.

В заключение автор выражает признательность В. Б. Иванову за ценные советы и помощь при выполнении данной работы и благодарит академика И. В. Обреимова за постоянный интерес к работе.

ЛИТЕРАТУРА

Иванов В. Б. (1972). Рост и размножение клеток в меристеме корня. Докт. дис. М. — Иванов В. Б. (1974). Клеточные основы роста растений. — Павлова О. Г. (1975). Сравнительное исследование покоящегося центра и первичных меристематических тканей в корнях проростков кукурузы и конских бобов. Цитология, 17, 12. — Bednara J., F. Kadej. (1971). Szybkosci i rozmieszczenie wzrostu w dekopitowanych i normalnych korzeniach *Zea mays* L. Ann. univ. Mariae Curie-Skłodowska. Lublin-Polonia, 26, 27. — Clowes F. A. L. (1959). Apical meristems of roots. Biol. Rev., 34, 4. — Feldman L. Y. (1976). The de novo origin of quiescent center regenerating root apices of *Zea mays* L. Planta, 128.

Институт общей и неорганической химии,
Москва.

Получено 14 VIII 1978.

УДК 581.9 : 58.006 (282.247.41+282.247.415)

Н. А. Краснов

МАТЕРИАЛЫ К АНАЛИЗУ ФЛОРЫ ВОЛЖСКО-КАМСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

N. A. KRASNOV. MATERIALS TO THE ANALYSIS
OF VOLGA-KAMA RESERVATION FLORA

Впервые проведен анализ флоры Волжско-Камского заповедника. Выявлено различие флоры Раифского и Сараловского участков заповедника. Показаны распределение экобиоморф флоры обоих участков и значение заповедника для охраны флоры Татарской АССР.

Волжско-Камский государственный заповедник — один из немногочисленных заповедников на Среднем Поволжье — расположен на территории Татарской АССР и состоит из двух участков — Раифского и Са-

раловского. Раифский участок заповедника площадью 3.8 тыс. га находится в северо-западной части республики и по климатическим условиям «тяготеет в большей степени к условиям подзоны южной тайги, чем подзоны смешанных лесов» (Порфирьев, 1968, с. 114). Сараловский участок площадью 3.6 тыс. га расположен на 100 км южнее Раифского участка на границе между лесной и лесостепной зонами.

Раифский участок заповедника ¹ почти с 80-х годов прошлого века был объектом флористических исследований казанских ботаников (Коржинский, 1885, 1888, 1892; Гордягин, 1888, 1901, 1920, 1931; Пономарев, 1913). Первые детальные флористические исследования в Раифском участке проведены Л. Н. Васильевой и А. Д. Плетневой-Соколовой в 1925 г. под руководством А. Я. Гордягина (1931). В работе «О флоре Раифской лесной дачи» А. Я. Гордягин (1931) весьма подробно приводит историю ботанического изучения Раифского участка заповедника и дает обстоятельную характеристику его флористического состава. По его данным, в Раифской лесной даче отмечено 560 видов высших сосудистых растений. Все растения А. Я. Гордягин делит на 6 групп: гидрофиты (6%), гигрофиты (18%) ², лесные виды (33%), лугово-лесные виды (22%), ксерофиты (6%), сорняки (15%). Группа лесных видов подразделена на две подгруппы: представители хвойных лесов и представители широколиственных лесов.

Полный список сосудистых растений Раифского участка, составленный Л. Н. Васильевой и А. Д. Плетневой-Соколовой и дополненный данными А. П. Ильинского (1943), опубликован в первом выпуске Трудов заповедника («Список. . .», 1968). В этом списке приводится 568 видов высших сосудистых растений. В дальнейшем флористическое изучение Раифского участка заповедника продолжены И. И. Гараниной (1968, 1972). Флора Сараловского участка заповедника изучалась Р. Г. Ивановой (1968, 1977).

С 1968 г. автором статьи исследуется видовой состав флоры заповедника по программе «Летопись природы». Настоящая работа является обобщением флористического состава в целом по заповеднику.

Таксономический анализ показывает, что флора заповедника включает 100 семейств, 410 родов, 844 вида (табл. 1).³ Самыми многовидовыми семействами, насчитывающими более 20 видов, являются *Asteraceae* — 88, *Poaceae* — 70, *Cyperaceae* — 53, *Rosaceae* — 51, *Caryophyllaceae* — 41, *Brassicaceae* — 40, *Fabaceae* — 38, *Scrophulariaceae* — 36, *Lamiaceae* — 29, *Ranunculaceae* — 25, *Polygonaceae* — 24, *Apiaceae* — 24.

Сравнительное сопоставление флоры Раифского и Сараловского участков показывает их значительные различия. Во флоре Сараловского участка отсутствуют такие семейства, как *Hyperziaceae*, *Parnassiaceae*, *Droseraceae*, *Linaceae*, *Oxalidaceae*, *Menyanthaceae*, *Polemoniaceae*, *Scheuchzeriaceae*, *Juncaginaceae*, которые преимущественно включают виды бореального комплекса. Преобладание видов бореального комплекса во флоре Раифского участка наблюдается также в семействах *Pinaceae* (*Abies sibirica*, *Picea obovata*, *P. fennica*, *Larix sibirica*), *Ericaceae* (*Calluna vulgaris*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Chamaedaphne calyculata*, *Andromeda polifolia*, *Ledum palustre*),⁴ *Orchidaceae* (*Cypripedium calceolus*, *Hammarbya paludosa*, *Malaxis monophyllos*, *Calypso bulbosa*, *Corallorhiza trifida*, *Listera ovata*, *Goodyera repens*, *Gymnadenia cucullata*, *G. conopsea*, *Orchis ustulata*, *O. maculata*, *O. incarnata*, *Coeloglossum viride*), *Cyperaceae* (*Eriophorum gracile*, *E. latifolium*, *E. polystachyon*, *Rhynchospora olba*, *Carex acutiformis*, *C. appropinquata*, *C. brunnescens*, *C. chodorrhiza*).

Во флоре Сараловского участка доля бореальных видов значительно ниже. В отличие от флоры Раифского участка здесь заметно больше сар-

¹ До 1960 г., т. е. до организации заповедника, эта территория называлась «Раифская лесная дача».

² По А. Я. Гордягину — это «группа растений заболоченных мест» (1931).

³ Порядок расположения и границы семейств приняты в соответствии с новой системой А. Л. Тахтаджяна (1966, 1970). Названия семейств даны по т. I «Флоры европейской части СССР» (1974).

⁴ Почти все виды сем. *Ericaceae* являются субарктическими.

ТАБЛИЦА 1

Таксономический спектр флоры Волжско-Камского заповедника

Семейство	Число видов			Семейство	Число видов		
	Райфский участок	Сараловский участок	в целом по заповеднику		Райфский участок	Сараловский участок	в целом по заповеднику
<i>Lycopodiaceae</i>	3	2	3	<i>Aceraceae</i>	6	2	6
<i>Huperziaceae</i>	1	—	1	<i>Linaceae</i>	2	—	2
<i>Equisetaceae</i>	5	6	6	<i>Oxalidaceae</i>	1	—	1
<i>Ophioglossaceae</i>	3	1	3	<i>Geraniaceae</i>	7	5	8
<i>Onocleaceae</i>	1	1	1	<i>Balsaminaceae</i>	1	1	1
<i>Athyriaceae</i>	3	2	3	<i>Polygalaceae</i>	1	1	1
<i>Aspidiaceae</i>	4	3	4	<i>Cornaceae</i>	1	—	1
<i>Thelypteridaceae</i>	2	1	2	<i>Apiaceae</i>	19	19	24
<i>Hypolepidaceae</i>	1	1	1	<i>Celastraceae</i>	1	1	1
<i>Salviniaaceae</i>	1	1	1	<i>Rhamnaceae</i>	2	2	2
<i>Pinaceae</i>	6	2	6	<i>Oleaceae</i>	3	—	3
<i>Cypressaceae</i>	2	1	2	<i>Coprifoliaceae</i>	6	5	6
<i>Aristolochiaceae</i>	2	2	2	<i>Adoxaceae</i>	1	1	1
<i>Nymphaeaceae</i>	2	1	2	<i>Valerianaceae</i>	1	1	2
<i>Ceratophyllaceae</i>	1	1	1	<i>Dipsacaceae</i>	1	1	1
<i>Ranunculaceae</i>	22	18	25	<i>Asclepiadaceae</i>	1	1	1
<i>Berberidaceae</i>	1	—	1	<i>Gentianaceae</i>	2	2	4
<i>Papaveraceae</i>	1	1	1	<i>Menyanthaceae</i>	1	—	1
<i>Fumariaceae</i>	3	1	3	<i>Rubiaceae</i>	8	8	10
<i>Ulmaceae</i>	3	3	4	<i>Polemoniaceae</i>	1	—	1
<i>Cannabiaceae</i>	2	2	2	<i>Convolvulaceae</i>	1	2	2
<i>Urticaceae</i>	2	2	2	<i>Cuscutaceae</i>	1	1	1
<i>Fagaceae</i>	1	1	1	<i>Boraginaceae</i>	15	16	19
<i>Betulaceae</i>	5	4	5	<i>Solanaceae</i>	3	2	3
<i>Juglandaceae</i>	1	—	1	<i>Scrophulariaceae</i>	32	22	36
<i>Caryophyllaceae</i>	32	32	41	<i>Lentibulariaceae</i>	3	1	3
<i>Amaranthaceae</i>	1	2	2	<i>Plantaginaceae</i>	3	5	5
<i>Chenopodiaceae</i>	6	8	10	<i>Lamiaceae</i>	23	27	29
<i>Polygonaceae</i>	17	21	24	<i>Callitrichaceae</i>	2	1	2
<i>Hypericaceae</i>	3	2	3	<i>Campanulaceae</i>	9	8	11
<i>Elatinaceae</i>	1	1	1	<i>Asteraceae</i>	70	74	88
<i>Violaceae</i>	7	8	9	<i>Butomaceae</i>	1	1	1
<i>Brassicaceae</i>	29	31	40	<i>Alismataceae</i>	2	3	3
<i>Salicaceae</i>	13	10	14	<i>Hydrocharitaceae</i>	2	3	3
<i>Ericaceae</i>	10	2	10	<i>Scheuchzeriaceae</i>	1	—	1
<i>Pyrolaceae</i>	7	6	7	<i>Juncaginaceae</i>	1	—	1
<i>Monotropaceae</i>	1	1	1	<i>Potamogetonaceae</i>	9	4	10
<i>Primulaceae</i>	7	7	9	<i>Liliaceae</i>	9	9	10
<i>Tiliaceae</i>	1	1	1	<i>Asparagaceae</i>	1	1	1
<i>Malvaceae</i>	1	2	2	<i>Iridaceae</i>	2	2	2
<i>Euphorbiaceae</i>	3	4	4	<i>Orchidaceae</i>	17	4	17
<i>Thymelaeaceae</i>	1	1	1	<i>Juncaceae</i>	10	8	11
<i>Grossulariaceae</i>	5	1	5	<i>Cyperaceae</i>	48	37	53
<i>Crassulaceae</i>	3	3	3	<i>Poaceae</i>	59	51	70
<i>Saxifragaceae</i>	1	1	1	<i>Araceae</i>	1	1	1
<i>Parnassiaceae</i>	1	—	1	<i>Lemnaceae</i>	3	3	3
<i>Droseraceae</i>	1	—	1	<i>Sparganiaceae</i>	3	3	3
<i>Rosaceae</i>	45	28	51	<i>Typhaceae</i>	2	2	2
<i>Fabaceae</i>	32	29	38				
<i>Lythraceae</i>	2	3	3				
<i>Onagraceae</i>	7	8	10				
<i>Hippuridaceae</i>	—	1	1				
				Всего . . .	714	611	844

матских и понтических видов (*Astragalus arenarius*, *Dianthus arenarius*, *D. andrzejowskianus*, *Festuca sulcata*, *Filipendula hexapetala*, *Arenaria procera*, *Koeleria glauca*, *Stipa pennata*, *Artemisia austriaca*).

Проникновение степных элементов в пределы лесной зоны, на которые указывали еще С. И. Коржинский (1888), В. Д. Авдеев (1948), М. В. Марков (1957), происходит и на территории Сараловского участка заповедника. С образованием Куйбышевского водохранилища оно усилилось (Краснов, 1976). В отличие от районов Закамья, где степные растения произрастают

на черноземных почвах (Коржинский, 1888), в Сараловском участке степные растения распространяются на склонах южной экспозиции, покрытых рыхлыми четвертичными отложениями, на песчаных, супесчаных и суглинистых грунтах и на типично лесных дерново-подзолистых почвах (Тайсин, Краснов, 1977).

В последние годы флора обоих участков заповедника пополнилась адвентивными растениями (Иванова, Туганаев, 1969; Краснов, 1974). Во флоре Раифского участка 22 вида представляют интродуцированные растения, появившиеся на территории заповедника в результате стихийного селектогенеза. Значительно распространены североамериканские виды — *Padus pensylvanica*, *P. virginiana*, *Acer negundo*, *Physocarpus opulifolius*, *Fraxinus pensylvanica*, единично — *Thuja occidentalis*. Из других интродуцированных растений в заповеднике естественным путем распространились *Caragana arborescens*, *Berberis vulgaris*, *Crataegus sanguinea*, *Viburnum lucidus*, *Acer ginnala*, *A. tegmentosum*, *A. tataricum*, *Grossularia reclinata*, *Juglans mandshurica*, *Rosa alpina*, *Spiraea media*, *Padus maackii*.

В целом флора заповедника достаточно убедительно показывает конкретные зональные особенности территории Татарской АССР — в направлении с севера (Раифский участок) на юг (Сараловский участок) уменьшается участие бореальных элементов и увеличивается проникновение теплолюбивых видов.

Соотношение экобиоморф также показывает, что число ксероморфных видов больше на Сараловском участке (табл. 2). По распределению экобиоморф флоры Сараловского и Раифского участков хорошо отличаются друг от друга. Во флоре Раифского участка число видов деревьев и кустарников значительно больше из-за расселившихся интродуцентов из дендрологического сада заповедника и из-за некоторых бореальных видов, которые отсутствуют в Сараловском участке. Преобладание гигрофитов и гидрофитов во флоре Сараловского участка связано с тем, что территория этого участка охватывает и прибрежную зону Куйбышевского водохранилища со всеми ее заливами и протоками в левобережье р. Волги.

ТАБЛИЦА 2

Распределение экобиоморф в Раифском и Сараловском участках заповедника

Экоморфа	Биоморфы									
	деревья		кустарники		кустарнички		травы		всего	
	Раиф-ский	Сара-лов-ский	Раиф-ский	Сара-лов-ский	Раиф-ский	Сара-лов-ский	Раиф-ский	Сара-лов-ский	Раиф-ский	Сара-лов-ский
Ксерофиты	—	—	—	2	—	—	14	27	14	29
Мезоксерофиты	—	—	1	2	—	—	21	36	22	38
Ксеромезофиты	1	2	2	4	—	—	39	44	42	50
Мезофиты	27	11	30	7	4	4	422	276	483	298
Гигромезофиты	3	3	5	5	2	2	26	41	36	51
Гигрофиты	3	4	3	3	4	1	81	103	91	111
Гидрофиты	—	—	—	—	—	—	26	34	26	34
Всего . . .	34	20	41	23	10	7	629	561	714	611

Флора заповедника, включающая 844 вида, составляет 64.2% от общего числа сосудистых растений в Татарской АССР⁵ и достаточно представительно характеризует флору республики. По концентрации редких видов заповедник занимает особое положение по сравнению с другими районами Татарии. Особенно богат редкими видами Раифский участок. По мнению А. Я. Гордягина (1931, с. 244) «Раифская дача является не только пунктом большой концентрации лесных видов вообще, но и пунк-

⁵ По Р. Г. Ивановой (1977), во флоре Татарской АССР — 1315 видов.

том значительной концентрации видов редких, большую часть тоже лесных».

Заповедник расположен на территории зонального контакта леса и степи, поэтому здесь сохраняются многие виды на границе их естественного ареала (*Abies sibirica*, *Jasione montana*, *Genista germanica*, *Cicerbita uralensis* и др.). Особого внимания здесь требуют такие реликтовые виды, как *Omphalodes scorpioides*, *Corydalis intermedia*, *Laser trilobum*, *Circaea alpina*.

Несмотря на заповедный режим, некоторые растения находятся под угрозой исчезновения. На Раифском участке под влиянием эрозионных явлений продолжают процессы антропогенной дигрессии (Порфирьев, 1968), что ставит под угрозу произрастание многих влаголюбивых таежных видов.

Анализ флористического состава позволил нам составить список редких и исчезающих растений заповедника, куда включены 65 видов. Эти виды объединены в три группы (Краснов, 1977): 1) виды, редкие для многих районов страны и нуждающиеся в охране в целом по СССР; 2) виды, редкие для Волжско-Камского края; 3) виды, редкие только для Волжско-Камского заповедника.

ЛИТЕРАТУРА

Авдеев В. Д. (1948). Возникновение степей в Закамье. — Г а р а н и н а И. И. (1968). Некоторые предварительные итоги изучения флоры Раифского участка Волжско-Камского заповедника. Тр. Волжско-Камского гос. заповедника, 1. — Г а р а н и н а И. И. (1972). О расселении экзотов на территории Раифы. Тр. Волжско-Камского гос. заповедника, 2. — Г о р д я г и н А. Я. (1888). Ботанико-географические исследования в Казанском и Лаишевском уездах. Тр. Общ. естествоисп. при Казанск. гос. унив., 22, 2. — Г о р д я г и н А. Я. (1901). Материалы для познания почв и растительности Западной Сибири. Тр. Общ. естествоисп. при Казанск. гос. унив., 34, 3. — Г о р д я г и н А. Я. (1920). Об изменчивости *Anemone patens* L. Тр. Общ. естествоисп. при Казанск. гос. унив., 69, 5. — Г о р д я г и н А. Я. (1931). О флоре Раифской лесной дачи. Журн. Русск. бот. общ., 16, 2—3. — И в а н о в а Р. Г. (1968). К изучению флоры Сараловского участка Волжско-Камского заповедника. Тр. Волжско-Камского гос. заповедника, 1. — И в а н о в а Р. Г. (1977). Дополнение к флоре Сараловского участка Волжско-Камского заповедника. Тр. Волжско-Камского гос. заповедника, 3. — И в а н о в а Р. Г., В. В. Т у г а н а е в. (1969). О распространении некоторых адвентивных видов на юге Волжско-Камского бассейна. Бот. ж., 54, 4. — К о р ж и н с к и й С. И. (1885). *Uredinae* Казанской губернии. Тр. Общ. естествоисп. при Казанск. гос. унив., 13, 6. — К о р ж и н с к и й С. И. (1888). Северная граница черноземно-степной области в ботанико-географическом и почвенном отношениях, 1. Тр. Общ. естествоисп. при Казанск. гос. унив., 22, 2. — К о р ж и н с к и й С. И. (1892). Флора востока Европейской России, 1. Изв. Томск. унив., 8, 7. — К р а с н о в Н. А. (1974). *Polygonum weyrichii* For. Schmidt в Волжско-Камском заповеднике. Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 93. — К р а с н о в Н. А. (1976). Влияние Куйбышевского водохранилища на формирование растительности Сараловского участка Волжско-Камского госзаповедника. Экология, 2. — К р а с н о в Н. А. (1977). О редких и исчезающих растениях Волжско-Камского заповедника. В кн.: Актуальные проблемы охраны природы (ботанический выпуск). Иваново. — М а р к о в М. В. (1957). Степная растительность. В кн.: Очерки по географии Татарии. Казань. — П о р ф и р ь е в В. С. (1968). Растительность Раифы. Тр. Волжско-Камского гос. заповедника, 1. — П о н о м а р е в А. П. (1913). К ботанической флоре окрестностей Казани. Тр. Юрьев. бот. сада, 14, 3. — С п и с о к сосудистых растений Раифского леса, составленный Л. Н. Васильевой и А. Д. Плетневой-Соколовой (по материалам исследований 1925 г.), дополненный данными А. П. Ильинского (1943). (1968). Тр. Волжско-Камского гос. заповедника, 1. — Т а х т а д ж я н А. С., Н. А. К р а с н о в. (1977). О влиянии рельефа на формирование растительного покрова Сараловского участка Волжско-Камского заповедника. В кн.: Ландшафтные исследования на территории Поволжья, 10. Казань. — Т а х т а д ж я н А. Л. (1966). Система и филология цветковых растений. — Т а х т а д ж я н А. Л. (1970). Происхождение и расселение цветковых растений.

Волжско-Камский госзаповедник,
пос. Раифа, Татарская АССР.

Получено 20 II 1978.

К. К. Габбасов, Л. Г. Наумова

ОПЫТ КОЛИЧЕСТВЕННОГО АНАЛИЗА ФЛОРИСТИЧЕСКОЙ КОМПОЗИЦИИ СТЕПЕЙ И СУХОДОЛЬНЫХ ЛУГОВ БАШКИРСКОГО ПРЕДУРАЛЬЯ И УРАЛА НА УРОВНЕ СЕМЕЙСТВ

K. K. GABBASOV, L. G. NAUMOVA. EXPERIENCE
OF QUANTITATIVE ANALYSIS OF FLORISTIC COMPOSITION
ON FAMILIES LEVEL IN STEPPES AND DRY MEADOWS
AT THE BASHKIRIAN PREURAL AND THE URAL

На основании 1.5 тыс. геоботанических описаний выделено 5 единиц классификации степей и лугов, отражающих широтные изменения. Проанализировано изменение флористической композиции на уровне семейств.

Флора и растительность качественно различаются, но во многом они связаны, и каждый эколого-физиономический тип растительности имеет свои характерные флористические признаки. Связь синтаксонов и таксонов проявляется не только на уровне видов, но и на уровне семейств. Количественный анализ этой связи проводится сравнительно редко. В данном плане можно указать лишь две работы. Д. М. Рогер и Д. Ф. Мелинда (Roger, Melinda, 1977) использовали факторный анализ. Несколько десятков описаний, представлявших разные и контрастные по экологии и флористической композиции типы сообществ Северной Америки, были обработаны факторным R-анализом и затем выделенные оси максимального варьирования были идентифицированы ведущим градиентам географической среды. Семейства, занимавшие краевые позиции, были приняты за индикаторные, специализированные, а сгруппировавшиеся в центре (с малыми факторными нагрузками) — как неспециализированные и экологически и географически аморфные. Б. М. Миркин и др. (1976) использовали для выявления экологии семейств прямой градиентный анализ по градиенту высоты над уровнем моря и выявили семейства, тяготеющие к разным высотным поясам растительности Хангая и Хэнтэя.

Мы попытались выявить связь таксонов (ведущих семейств) и синтаксонов в растительности степей и суходольных лугов Башкирского Предуралья и Урала, также используя градиентный анализ. Предварительно почти 1.5 тыс. описаний были подвергнуты классификации с использованием метода Браун-Бланке (Westhoff, Maarel, 1973; Миркин, Розенберг, 1978). Удалось выявить три ступени синтаксономической иерархии, высшую из которых мы условно называли классами.¹

Пять выделенных классов хорошо показали изменения характера травяной растительности по широтному и высотному градиентам и соответствие системы эколого-физиономических единиц, которые традиционно выделяются степоведами (Лавренко, 1940; Исаченко, Рачковская, 1961; Карамышева, Рачковская, 1973). В Башкирском Предуралье по градиенту южный вариант богаторазнотравно-дерновиннозлаковых степей сменяется северным вариантом, а затем — остепненными и настоящими лугами вторичного происхождения. Этот ряд в условиях возвышенных местообитаний Урала дополняется своеобразными горными лугами с *Alchemilla vulgaris*. Степи представлены типичными и петрофитными вариантами, в основном они используются как пастбища, что обедняет их флористический состав. Полная классификация степей Предуралья была опубликована (Габбасов, 1977), а в табл. 1 мы приводим основные диагностические виды, которые позволяют представить объем выделенных единиц.

¹ На такой ограниченной по площади территории полный синтаксономический анализ невозможен, так как выявленные единицы не сопоставлены с аналогичными синтаксонами смежных территорий.

ТАБЛИЦА 1

Диагностические виды для различения классов степей и суходольных лугов
Башкирского Предуралья и Урала

Диагностический вид	Классы				
	Stipa pennata + Stipa lessingiana	Stipa pennata	Stipa pennata + Leucanthemum vulgare	Leucanthemum vulgare	Alchemilla vulgaris
<i>Trifolium montanum</i> L.	++	++	++	++	++
<i>Fragaria viridis</i> Duch.	++	++	++	++	++
<i>Galium boreale</i> L.	++	++	++	++	++
<i>Agropyron repens</i> (L.) P. B.	++	++	++	++	++
<i>Poa angustifolia</i> L.	++	++	++	++	++
<i>Stipa pennata</i> L.	++	++	++	++	++
<i>Festuca sulcata</i> (Hack.) Nym.	++	++	++	++	++
<i>Salvia stepposa</i> Schost.	++	++	++	++	++
<i>Koeleria gracilis</i> Pers.	++	++	++	++	++
<i>Veronica spicata</i> L.	++	++	++	++	++
<i>Artemisia austriaca</i> Jacq.	++	++	++	++	++
<i>Stipa capillata</i> L.	++	++	++	++	++
<i>Thymus marschallianus</i> Willd.	++	++	++	++	++
<i>Veronica incana</i> L.	++	++	++	++	++
<i>Asparagus officinalis</i> L.	++	++	++	++	++
<i>Stipa lessingiana</i> Trin. et Rupr.	++	++	++	++	++
<i>Scorzonera marschalliana</i> C. A. Mey.	++	++	++	++	++
<i>Stipa sareptana</i> Becker	++	++	++	++	++
<i>Dianthus andrzejowskianus</i> (Zapal.) Kulcz.	++	++	++	++	++
<i>Galatella villosa</i> (L.) Rchb. f.	++	++	++	++	++
<i>Trifolium repens</i> L.	++	++	++	++	++
<i>Plantago media</i> L.	++	++	++	++	++
<i>Stellaria graminea</i> L.	++	++	++	++	++
<i>Taraxacum officinale</i> Web. ex Wigg.	++	++	++	++	++
<i>Pimpinella saxifraga</i> L.	++	++	++	++	++
<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.	++	++	++	++	++
<i>Dactylis glomerata</i> L.	++	++	++	++	++
<i>Festuca pratensis</i> Huds.	++	++	++	++	++
<i>Lathyrus pisiiformis</i> L.	++	++	++	++	++
<i>Origanum vulgare</i> L.	++	++	++	++	++
<i>Aegopodium podagraria</i> L.	++	++	++	++	++
<i>Alchemilla vulgaris</i> s. l.	++	++	++	++	++
<i>Trifolium medium</i> L.	++	++	++	++	++
<i>Polygonum krascheninnikovii</i> Ivanova	++	++	++	++	++
<i>Agrostis vulgaris</i> With.	++	++	++	++	++

Три первых класса (*Stipa pennata*+*Stipa lessingiana*; *Stipa pennata*; *Stipa pennata*+*Leucanthemum vulgare*) представляют широтные варианты степей, которые сменяют друг друга с юга на север. Они могут сочетаться и в одном ландшафте за счет влияния экспозиции (при этом северный вариант может быть встречен по северным экспозициям и в южных районах республики, но южный — встречается только в самых южных районах Башкирии). Классы *Leucanthemum vulgare* и *Alchemilla vulgaris* представляют суходольные луга. Первый из них связан только с равниной, а второй характерен для горных территорий. Он включен в обработку для удлинения градиента, который таким образом в наиболее мезотической части как бы переходит из широтного в высотный. Для характеристики последнего класса мы воспользовались данными Т. В. Поповой (1975).

Каждый класс служил градацией однофакторного дисперсионного комплекса, в котором датами были абсолютные и относительные частоты представленности семейств в списке видов с постоянством выше 20% в каждом из установленных внутри класса фитоценозов. Принятая нами иерархия включала ассоциации и субассоциации. Каждая субассоциация имела несколько фитоценозов с незначительными различиями во флористической композиции, которые представляли эту субассоциацию в разных

геоботанических районах, выделенных И. М. Крашенинниковым и С. Е. Кучеровской-Рожанец (1941). По нашим представлениям, составленная классификация была достаточно репрезентативной для описанной растительности (Василевич, 1975), поэтому ряды частот абсолютной и относительной представленности семейств в каждом классе могли быть использованы для дальнейшего статистического анализа.

ТАБЛИЦА 2

Изменение абсолютной и относительной представленности основных семейств в списках постоянных видов классов (числитель — абсолютная, знаменатель — относительная)

Семейство	Классы					Доля факториальной дисперсии η^2
	<i>Stipa pennata</i> + <i>Stipa lessingiana</i>	<i>Stipa pennata</i>	<i>Stipa pennata</i> + <i>Leucanthemum vulgare</i>	<i>Leucanthemum vulgare</i>	<i>Alchemilla vulgaris</i>	
<i>Apiaceae</i>	1.7	1.7	1.9	1.3	1.7	0.01*
	3.3	3.5	4.2	4.0	5.2	0.09*
<i>Plantaginaceae</i>	1.2	1.1	1.0	1.0	1.1	0
	2.3	2.3	2.4	3.0	3.3	0.06*
<i>Rosaceae</i>	5.0	4.3	4.6	4.0	4.3	0.03*
	9.6	9.4	10.6	11.3	12.8	0.12
<i>Ranunculaceae</i>	1.8	1.9	2.0	2.7	1.9	0.02*
	3.4	3.9	4.0	8.0	5.7	0.14
<i>Lamiaceae</i>	2.9	2.9	3.2	2.0	2.1	0.16
	5.5	6.6	6.9	6.0	6.1	0.04*
<i>Rubiaceae</i>	1.2	1.4	1.7	0.7	1.2	0.10
	2.4	3.0	3.8	2.0	3.5	0.07*
<i>Asteraceae</i>	12.1	9.3	7.3	7.7	4.2	0.50
	23.0	20.0	15.8	22.0	12.4	0.46
<i>Caryophyllaceae</i>	2.3	1.7	1.3	0	0.7	0.25
	4.2	3.2	3.2	0	1.9	0.17
<i>Boraginaceae</i>	1.5	0.8	0.6	0	0.1	0.48
	3.1	2.1	1.2	0	0.4	0.38
<i>Brassicaceae</i>	1.1	0.3	0.4	0	0	0.40
	2.3	0.9	1.1	0	0	0.30
<i>Scrophulariaceae</i>	2.9	2.2	2.2	1.3	1.5	0.12
	5.5	4.6	4.7	4.0	4.1	0.03*
<i>Poaceae</i>	8.7	8.2	7.4	6.0	6.6	0.16
	17.3	18.3	16.9	17.0	20.9	0.13
<i>Fabaceae</i>	6.7	6.2	6.5	5.7	5.0	0.13
	12.7	13.4	14.9	16.3	15.3	0.10
Среднее число постоянных видов	51.9	46.2	44.3	34.7	32.9	0.28
Среднее число семейств	16.4	15.0	15.9	13.0	12.1	0.33
Число фитоценозов	15	19	25	3	35	

Примечание. Звездочкой обозначены доли факториальной дисперсии, не отличающиеся существенно от нуля на 95-процентном уровне значимости.

Результаты выполненного анализа приведены в табл. 2. Семейства в таблице сгруппированы по сходству тенденции к изменению вдоль градиента от южного варианта богаторазнотравно-дерновиннозлаковых степей до горных лугов.

Число видов в семействах (*Apiaceae*, *Plantaginaceae*) сравнительно мало и они не меняют ни абсолютной, ни относительной представленности по классам градиента. Более массовое сем. *Rosaceae* не меняет абсолютной представленности, но за счет постепенного убывания видовой насыщенности с юга на север несколько увеличивает долю относительного участия во флористическом спектре. Семейства *Lamiaceae* и *Rubiaceae* сохраняют постоянным свое относительное участие, но при абсолютном учете числа видов показывают параболическое изменение участия с максимумом в средней части градиента.

Значительное число семейств (*Asteraceae*, *Caryophyllaceae*, *Boraginaceae*, *Brassicaceae*) характеризуются тенденцией увеличения доли абсолютного и относительного участия в южной части градиента. Сем. *Scrophulariaceae* при переходе от лугов к степям имеет достоверным изменение только абсолютного числа видов. Для сем. *Poaceae* выявляется более сложная картина. При абсолютном учете число злаков последовательно убывает, но при относительном после резкого падения видовой насыщенности при переходе от суходольных лугов к горным злаковость повышается за счет чисто луговых видов (*Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Phleum pratense*, *Bromus inermis*, *Agropyron repens*, *Poa pratensis* и т. д.). Такая же картина и у сем. *Fabaceae*, где по абсолютному числу видов участие убывает, а по относительному — увеличивается.

Отрезок изученного градиента был ограничен, но все же удалось получить некоторые количественные данные для характеристики экологии основных семейств, составляющих флору изученной совокупности. При удлинении градиентов (Миркин и др., 1976; Наумова, Гареева, 1979) картина зависимости флористической композиции от экологических условий оказывается более четкой.

Настоящее сообщение авторы публикуют исходя из соображений методического характера, чтобы показать один из возможных вариантов градиентного анализа на уровне семейств, в результате которого может быть получена ценная информация ботанико-географического характера.

ЛИТЕРАТУРА

- Василевич В. И. (1975). Некоторые проблемы классификации фитоценологических объектов. Бот. ж., 60, 5. — Габасов К. К. (1977). Опыт классификации растительности степей Башкирского Предуралья с использованием флористических критериев. Автореф. канд. дис. Тарту. — Исаченко Т. И., Е. И. Рачковская. (1961). Основные зональные типы степей Северного Казахстана. Тр. БИН АН СССР, сер. 3, Геоботаника, вып. 13. — Карамышева З. В., Е. И. Рачковская. (1973). Ботаническая география степной части Центрального Казахстана. — Крашенинников И. М., С. Е. Кучеровская-Рожанец. (1941). Растительность Башкирской АССР. — Лавренко Е. М. (1940). Степи СССР. В кн.: Растительность СССР, 2. М.—Л. — Миркин Б. М., Н. Манибазар, Л. И. Онищенко. (1976). Топо-экологический и систематический анализ флоры речных пойм (на примере некоторых пойм МНР). Бюлл. МОИП, отд. биол., 81, 3. — Миркин Б. М., Г. С. Розенберг. (1978). Фитоценология. Принципы и методы. — Наумова Л. Г., Л. М. Гареева. (1979). Использование количественных методов при изучении флористической композиции синтаксонов на уровне семейств. Биол. науки, 11. — Попова Т. В. (1975). Об особенностях лугов горного Урала. В кн.: Повышение продуктивности сенокосов и пастбищ. Уфа. — Roger D. M., D. F. Melinda. (1977). Analysis and classification of vegetation based on family composition. Vegetatio, 34, 3. — Westhoff V., E. van der Maarel. (1973). The Braun-Blanquet approach. In: Handbook of vegetation science. P. 5*

Башкирский государственный университет,
Башкирский государственный педагогический институт,
Уфа.

Получено 22 II 1978.

ИСТОРИЯ НАУКИ

УДК (093.32) 208 (477.74)

А. И. Барбарич, И. И. Погребняк

НОВОРОССИЙСКОЕ (ОДЕССКОЕ) ОБЩЕСТВО
ЕСТЕСТВОИСПЫТАТЕЛЕЙ И ЕГО РОЛЬ
В РАЗВИТИИ БОТАНИКИ
(К 110-летию со дня организации, 1869—1979)A. I. BARBARICH, I. I. POGREBNYAK. THE NOVOROSSIIYSK (ODESSA)
SOCIETY OF NATURALISTS AND ITS ROLE IN THE DEVELOPMENT OF BOTANY
(TOWARDS 110TH ANNIVERSARY OF ORGANIZATION DAY, 1869—1979).

Возникновение Новороссийского общества естествоиспытателей пло теми же путями, что и у ряда других обществ, организованных при русских университетах во второй половине XIX в.

9 X 1868 г. ректор Новороссийского университета поручил физико-математическому факультету составить проект устава Новороссийского общества естествоиспытателей. На совете университета 2 XII 1868 г. устав был утвержден и послан на окончательное утверждение министру просвещения. На заседании совета 8 IV 1869 г. было решено принять за основу устав Петербургского общества естествоиспытателей с внесением изменений по двум пунктам (признано нецелесообразным деление общества на секции в начале его деятельности и отчисление трети ежегодных доходов в запасной капитал). 31 V 1869 г. устав Общества был утвержден Министерством. 23 XII 1869 г. состоялось экстренное заседание 10 членов-учредителей, на котором были избраны временно, на организационный период, председатель (В. Лапшин) и секретарь (Ф. Шведов). На заседании Оргкомитета 29 XII избрано 11 членов Общества (из 22 баллотировавшихся лиц), 30 XII — избрано еще 5 членов. Таким образом, 16 новоизбранных членов и 10 членов-учредителей положили начало Новороссийскому обществу естествоиспытателей. К концу первого года его существования число членов дошло до 75 человек. 21 I 1870 г. — дата, которая считается днем основания Общества. На заседании Общества в этот день избран президент Л. С. Ценковский и секретарь Н. Ф. Шведов.

Следует упомянуть еще несколько дат в жизни Новороссийского общества естествоиспытателей. На заседании 26 I 1870 г. было внесено предложение об организации Севастопольской биологической станции. Открытие ее состоялось весной 1871 г. Со временем Петербургское, Харьковское и Казанское общества естествоиспытателей стали присылать небольшие субсидии на содержание станции. На заседании Общества 6 XI 1874 г. внесено небольшое изменение в устав. Размер членских взносов был уменьшен с 10 до 3 руб. в год. На заседании 23 X 1876 г. возбуждено ходатайство об организации при Обществе физико-математической секции. Разрешение на это последовало 12 II 1877 г.

Согласно § 3 устава, Общество поставило перед собой следующие основные задачи: 1) содействовать развитию естественных наук, 2) распространять естественно-исторические знания в России, 3) содействовать исследованиям природы Южной России и, в частности, Новороссийского края (Бессарабской, Херсонской и Таврической губерний).

Обществу предоставлялись следующие права: 1) организовывать собрания для научных докладов, 2) проводить публичные лекции, 3) снаряжать экспедиции и экскурсии для научных исследований, 4) печатать свои работы.

Первые два года своего существования Общество публиковало свои работы в «Трудах» С.-Петербургского общества естествоиспытателей. С 1872 г. оно приступило к изданию собственного печатного органа «Записки Новороссийского общества естествоиспытателей». Первоначальный тираж составлял 250 экземпляров, затем он возрос до 500, а с конца 1891 — до 550 экз. Такой тираж давал возможность вести обмен изданиями с другими научными обществами. Обмен изданиями был довольно обширный: так, например, в 1900 г. комплект «Записок» был разослан в пределах России 171 научному учреждению и за рубежом — 179 учреждениям.

Число действительных членов Общества в первые годы его существования приближалось к 100: в 1872 г. — 83 члена, в 1873 — 97. С 1886 г. Общество начало избирать, кроме действительных членов, еще почетных членов и членов-соревнователей. В 1886 г. числилось 133 члена Общества, из них — 17 почетных, 108 — действительных и 8 членов-соревнователей. Во все последующие годы существования Общества число почетных членов никогда не превышало 17, колеблясь между 9 и 15; число членов-соревнователей было за многие годы одинаковым — 8. Непрерывно увеличивалось число действительных членов до 1912 г., когда оно дошло до 348 (почетных — 9, членов-соревнователей — 8, всего — 365). В 1913 г. число членов Общества резко упало до 212, затем началось медленное увеличение (1914 г. — 228, 1915 г. — 242, 1916 г. — 259, 1917 г. — 272).

Первым президентом Новороссийского общества естествоиспытателей был избран в январе 1870 г. Л. С. Ценковский (1870—1872); после него — Я. Я. Вальц (1872—1873). Затем ряд лет, начиная с 1873 г., президентом был И. И. Мечников. Позже на посту президента довольно длительное время пребывали В. В. Заленский (1883—1896), П. Н. Бучинский (1903—1910), Г. И. Танфильев (1911—1917). Среди ученых секретарей Общества, уделивших ему много сил и внимания, следует назвать П. Н. Бучинского (1887—1900) и П. С. Шестерикова (1904—1916).

Имея 2500 руб. в год государственной субсидии и поступлений от членских взносов, руководство Новороссийского общества естествоиспытателей в основном использовало их на проведение научных исследований, экскурсий (600—800 руб. в год), на организацию публичных лекций (около 100 руб.), остальные средства (около половины бюджета) — на издательскую деятельность. Распределение денежных средств утверждалось тайным голосованием, что видно из протоколов заседаний Общества, хотя они очень краткие и не всегда ясные. Все же из них можно видеть, на какие исследования отпускались суммы. Назовем некоторые из них.

Н. М. Альбову было отпущено 100 руб. (1889 г.); 125 руб. (1890 г.) и 150 руб. (1892 г.) на флористические исследования в Абхазии и Колхидской низменности. Н. М. Зеленецкому — 200 руб. (1886 г.), 100 руб. (1887 г.), 150 руб. (1892 г.), 200 руб. (1900 г.), 200 руб. (1904 г.), 250 руб. (1906 г.) на исследования флоры и растительности Крыма, а также 100 руб. (1903 г.) на изучение флоры Хотинского, Сорокского, Бельцевского, Оргеевского и Кишиневского уездов Бессарабии и 250 руб. (1910 г.) на флористическое изучение южной границы лесов. Ф. М. Каменскому — 300 руб. (1887 г.), 250 руб. (1888 г.), 200 руб. (1892 г.) и 100 руб. (1906 г.) на флористические исследования в Крыму и в Одесском уезде. П. С. Шестерикову — 100 руб. (1890 г.), 125 руб. (1903 г.), 150 руб. (1904 г.), 75 руб. (1907 г.), 100 руб. (1909 г.), 75 руб. (1910 г.) на исследования окрестностей Одессы, плавней Днестра и Прибужья. Н. Окиншевичу — 125 руб. (1908 г.), 125 руб. (1909 г.) на флористические исследования Бессарабии, А. А. Сапегину — 100 руб. (1905 г.), 100 руб. (1907 г.), 300 руб. (1909 г.), 200 руб. (1910 г.) на флористические, главным обра-

зом бриологические исследования в Крыму; 25 руб. (1908 г.) на бриологические исследования в окрестностях Одессы. Г. А. Боровикову — 50 руб. (1907 г.), 125 руб. (1908 г.), 40 руб. (1910 г.) на флористические исследования в причерноморских степях, а также на Таманском п-ове и в плавнях Кубани. А. Н. Криштофовичу — 75 руб. (1907 г.), 75 руб. (1908 г.) на флористические исследования в южных степях и на Крымской яйле, 150 руб. (1909 г.), 150 руб. (1910 г.) на палеоботанические исследования юрской флоры. В. С. Доктуровскому — 125 руб. (1908 г.) на исследования в лесостепной части Херсонской губернии. А. М. Погорельскому — 75 руб. (1910 г.) на исследования в Александровском уезде (теперь Запорожская обл.).

Отчеты об исследованиях, выполненных на выделенные Обществом средства, систематически обсуждались на его заседаниях и собраниях.

Основным направлением научной деятельности ботаников Общества были исследования флоры и растительности. Результаты многих работ явились весомым вкладом в ботаническую науку (Срединский, 1872а, б, 1873, 1874; Линдемани, 1872а, б, 1881, 1882; Каменский, 1890а; Шестериков, 1894, 1903; Пачоский, 1904, 1908, 1909а, б, 1910, 1914; Зеленецкий, 1906, 1916; Новопокровский, 1908; Сапегин, 1908, 1909а, в; Боровиков, 1909а, б, 1910; Пастернацкая, 1928, 1929, и др.).

Наряду с высшими растениями заметное развитие получили исследования по низшим, в особенности по морским водорослям. Этому способствовала близость моря и создание Обществом Севастопольской биологической станции. Исследования водорослей имели преимущественно онтогенетический, эколого-флористический и морфолого-систематический характер (Кошуг, 1872—1873; Ршави, 1873, 1874, 1879; Бородин, 1877; Дорофеев, 1885; Рейнгард, 1885; Вольтке, 1887; Генкель, 1900; Мережковский, 1902; Райс, 1927, и др.).

Важное значение имели исследования геоботанического направления, выполненные Г. И. Танфильевым (1912, 1918а, 1927а, б), его учениками и коллегами (Окиншевич, 1905; Боровиков, 1909в; Криштофович, 1912а; Яната, Дойч, 1914; Потапенко, 1927, 1928; Климентов, 1928, 1929б; Белозеров, 1929; В. Г. Танфильев, 1929, и др.).

Большим вкладом в ботаническую науку явились исследования Ф. М. Каменского (1883, 1887) морфолого-биологического характера, приведшие к открытию микоризы у растений.

Результаты исследований в указанных направлениях регулярно публиковались в печатном органе Общества — «Записках». До 1917 г. вышел в свет 41 том «Записок» с приложениями в виде флористических сводок и отчетов, протоколов, докладов, рефератов.

В годы первой мировой и гражданской войн Общество не прекращало своей деятельности. Необходимо отметить ценную инициативу, проявленную Обществом в 1917 г. в деле охраны целинных участков степи и зоопарка Аскания-Нова. В этом же году Общество организовало совещание с участием Бессарабского общества естествоиспытателей, Южно-Русского энтомологического общества и Крымско-Кавказского горного клуба, на котором был выработан текст Обращения Совещания по охране памятников южнорусской природы. Обращение было разослано большинством обществ естествоиспытателей, научным учреждениям и Министерству просвещения и земледелия («Записки», XLII. 1918. Отчет за 1917 г.).

В 1922 г. Новороссийское общество естествоиспытателей формально прекратило свою деятельность. В результате реорганизации на его основе было создано в 1923 г. новое Общество под названием «Одесское общество естествоиспытателей», которое продолжило работу прежнего Общества.

Цели и задачи нового Общества остались прежние, но по новому уставу Одесское общество естествоиспытателей стало самостоятельным учреждением, не связанным с университетом.

На первом заседании Общества 21 IV 1923 г. был избран президиум во главе с председателем Г. И. Танфильевым. В это время заметно оживилась работа Общества. Наряду с научными исследованиями и популя-

ризацией научных знаний усилилась работа по вопросам методики преподавания и повышению квалификации преподавателей. Для учителей школ читались лекции, проводились лабораторные занятия, экскурсии на природу.

Результаты научной деятельности Общества в советское время опубликованы в 42 (1918), 43 (1927), 44 (1928) и 45 томах «Записок» Общества. После смерти Г. И. Танфильева (1928 г.) в связи с выделением новых разделов науки и дифференциацией научных интересов ученых, Новороссийское (Одесское) общество естествоиспытателей постепенно прекратило свою деятельность, а его члены вошли в состав обществ более узкого профиля.

Подводя краткие итоги деятельности Новороссийского общества естествоиспытателей, можно сказать, что оно провело большую работу в разных областях естественноисторических наук. Исследовались не только территория Новороссийского края (Бессарабская, Херсонская и Таврическая губернии), но и весь юг вообще, отчасти и средняя полоса европейской России, с запада на восток от Бессарабской до Ставропольской губерний, и с севера на юг от Сувалкской и Симбирской губерний до Закавказья. Лучшее других изучена была Херсонская губерния. Довольно полно были исследованы Бессарабская губерния и Крым, как в ботаническом, так в зоологическом и геологическом отношениях.

СПИСОК РАБОТ ПО ФЛОРЕ И СИСТЕМАТИКЕ РАСТЕНИЙ, ОПУБЛИКОВАННЫХ В «ЗАПИСКАХ» И «ПРОТОКОЛАХ» НОВОРОССИЙСКОГО (ОДЕССКОГО) ОБЩЕСТВА ЕСТЕСТВОИСПЫТАТЕЛЕЙ

- Акинфиев И. Я. (1885). Список цветковых растений г. Болграда, Записки, X, 1 : 1—44.
- Акинфиев И. Я. (1885б). Очерк флоры г. Екатеринослава. Записки, X, 1 : 14—114.
- Альбов Н. М. (1889). Очерк растительности окрестностей Сухума. Записки, XIV, 2. Протоколы, 25 II 1889.
- Альбов Н. М. (1890а). Краткий очерк растительных зон Абхазии. Записки, XV, 2. Протокол 3, 23 III 1890.
- Альбов Н. М. (1890б). О растительности окрестностей Сухума. Записки, XV, 1; Протоколы за 1890 г.
- Альбов Н. М. (1891). Абхазские папоротники. Записки, XVI, 1 : 97—106.
- Альбов Н. М. (1892а). Предварительный отчет о ботанической экскурсии в Абхазии. Записки, XVI, 2; Протокол № 1, 1 II 1891.
- Альбов Н. М. (1892б). Главнейшие результаты ботанических исследований в Абхазии. Записки, XVI, 2; Протокол 4, 7 V 1891.
- Альбов Н. М. (1892). Ботанические экскурсии в Лазистан. Записки, XVII, 2; Протокол № 3, 22 II 1892.
- Белозеров С. Т. (1929). Материалы к изучению растительности долин Малого и Среднего Куяльников. Записки, XLV, 1 : 117—139.
- Боровиков Г. (1909а). Новые данные для анатомии *Leontice altaica* Pall. Записки, XXXIII : 53—62.
- Боровиков Г. (1909б). Папоротники Кубанской области. Записки, XXXIII : 81—88.
- Боровиков Г. А. (1909в). Очерк растительности юго-западной части области Войска Донского. Записки, XXXIII : 149—246.
- Боровиков Г. А. (1909г). О степях юго-западной части Донской области. Записки, XXXIV, Протокол, 28 III 1908.
- Боровиков Г. А. (1909д). Материалы для анатомии хвойных. Анатомическое строение древесины и нижней стороны веток у хвойных. Записки, XXXIV : 33—83.
- Боровиков Г. (1914). Список растений, собранных в Северном Заангарье в 1909 и 1910 гг. Записки, XXXIX : 887—947.
- Боровиков Г. А. (1912). Природа и люди Заангарья. Записки, XXXVIII. Протоколы, 16 XII 1911.
- Борин К. (1877). Альгологическая экскурсия в окрестностях г. Херсона и в местностях, лежащих вниз по Днепру от Херсона. Записки, IV, 2 : 1—9.
- Бучинский П. (1911). Краткий очерк возникновения и научной деятельности Новороссийского общества естествоиспытателей за первое двадцатипятилетие его существования (1870—1895). Записки, XXXVII : 1—47.
- Вольтке Г. (1887). К истории развития *Urospora mirabilis* Aresch. Записки, XII, 1 : 49—102.
- Генкель А. (1900). Строение вегетативных органов багряной водоросли *Cystoclonium purpureum*. Записки, XXIII, 2. Протоколы, 22 IX 1900.

- Гусев С. Д. (1929). О сфагновых болотах Козловского уезда, Записки, XLV, 1: 140—144.
- Дорофеев Н. (1885). Материалы для альгологической флоры окрестностей Кишинева и отчасти Кишиневского уезда. Записки, X, 1: 83—101.
- Заболотный Д. (1889). О снеговой флоре текущей зимы. Записки, XIV, 2. Протоколы, 25 II 1889.
- Заболотный Д. (1890). О светящихся организмах. Записки, XV, 2. Протоколы, 22 IX 1890.
- Заболотный Д. (1892). О свечении живых организмов. Записки, XVII, 2: 73—88.
- Зеленецкий Н. М. (1887а). Отчет о ботанических исследованиях в Крыму в 1886 году. Отчет о деятельности Новорос. общ. естествоисп. за 1886 г. Записки, XII, 1: 11.
- Зеленецкий Н. М. (1887б). О географическом распространении растений в Крыму. Записки, XII, 1. Протоколы, 28 III 1887.
- Зеленецкий Н. М. (1889). О флоре крымских степей. Записки, XIV, 1. Протоколы, 30 I 1888.
- Зеленецкий Н. М. (1890). О связи крымской флоры с кавказской. Записки, XV, 2. Протоколы, 24 II 1890.
- Зеленецкий Н. М. (1899). Николай Михайлович Альбов. Записки, XXIII, 1: 5.
- Зеленецкий Н. М. (1900а). Новые данные для флоры Новороссийского края. Записки, XXIII, 2, Протоколы, 24 I 1898.
- Зеленецкий Н. М. (1900б). Очерк береговой флоры Одесских лиманов. Записки, XXIII, 2. Протоколы, 28 XI 1898.
- Зеленецкий Н. П. (1916). Петр Симон Паллас, его жизнь, научная деятельность и роль в изучении растительности России. Записки, XLI, 1. Приложения: 35—106.
- Каменский Ф. М. (1883). Материалы для морфологии и биологии *Monotropa hipopittis* L. и некоторых других сапрофитов. Записки, VIII, 2: 1—32.
- Каменский Ф. М. (1887). О симбиотическом соединении грибного мицелия с корнями высших растений. Записки, XII, 1. Протоколы, 30 IV 1887.
- Каменский Ф. М. (1889а). О так называемом цветении лиманов. Записки, XIV, 1. Протоколы, 24 IX 1888.
- Каменский Ф. М. (1889б). О сосудистых тайнобрачных Южного берега Крыма. Записки, XIV. Протоколы, 19 III 1888.
- Каменский Ф. М. (1890а). Исследования, относящиеся к семейству *Lentibulariaceae* (*Utriculariaceae*). Записки, XV, 1: 179—210.
- Каменский Ф. М. (1890б). Новый род из семейства пузырчаток (*Utriculariaceae*). Записки, XV, 2. Протоколы, 3, 25 VI 1890.
- Климентов Л. В. (1927а). Наблюдения над растительностью поймы Днестра и озера Белого в районе водопроводной станции Днестр летом 1918 г. Записки, XLIII, Доклады, 1 IX 1918.
- Климентов Л. В. (1927б). О находке пыльцы сосны в образцах торфа из района Алешкиных песков. Записки, XLIII: 26. Доклады, 21 II 1925.
- Климентов Л. В. (1927в). Растительность Белого озера в 1918 и 1924 гг. Записки, XLIII: 26. Доклады, 14 X 1924.
- Климентов Л. В. (1927г). Заметка о «плавах» низовьев реки Днестра. Записки, XLIII: 65—66.
- Климентов Л. В. (1928). Несколько замечаний о растительности высокогорной и степной растительности в районе дороги Кисловодск—Гермамыт. Записки, XLIV: 171—190.
- Климентов Л. В. (1929а). Пыльца сосны в слоях Кардашинского торфяника. Записки, XLV, 1: 15—16.
- Климентов Л. В. (1929б). К изменениям в растительном составе Белого озера. Записки, XLV, 1: 87—90.
- Кошуг И. Ф. (1872—1873). История развития *Callithamnion daviessii* Lyngb. и *Porphya laciniata* Ag. Записки, I, 1: 1—32.
- Красильщик И. (1883). К истории развития и систематике рода *Polytoma* Ehrh. Записки, VIII, 1: 1—80.
- Красильщик И. (1886а). О грибных болезнях у насекомых. Записки, XI, 1: 75—171.
- Красильщик И. (1886б). Материалы к естественной истории и систематике флагеллят. Записки, XI, 1: 211—245.
- Криштофович А. Н. (1912а). Ботанико-географические исследования в Окско-Ангарском крае Иркутской губернии. Записки, XXXVIII. Протоколы, 28 X 1911.
- Криштофович А. Н. (1912б). Новые находки молодой третичной и послетретичной флоры Южной России. Записки, XXXIX: 123—132.
- Криштофович А. Н. (1914). Новейшие находки третичной и послетретичной флоры на юге России. Записки, XL. Протоколы, 27 II 1912.
- Линдеманн Э. (1872а). Очерк флоры Херсонской губернии. Записки, I, Первое приложение к т. I.
- Линдеманн Э. (1872б). Список употребительнейших растений Херсонской флоры. Записки, I. Второе приложение к т. I.
- (Линдеманн Э.) Lindemann E. (1881—1882). Flora Chersonensis.

vol. 1, 2. Приложение к VI тому Зап. Новорос. общ. естествоисп. Люткевич З. (1912). Памяти П. С. Палласа. Записки, XXXVIII. Протоколы, 30 IX 1911.

Мережковский К. (1902). Заметки о диатомовых водорослях Генгическа. Записки, XXIV, 2: 33—72.

Новопокровский И. (1906). Ботанико-географические исследования юго-восточной части Ставропольской губернии и смежных частей Терской области. Записки, XXIX: 167—245.

Новопокровский И. В. (1908). Материалы для флоры окрестностей Одессы. Записки, XXXII: 139—181.

Окиншевич Н. (1905). Исследования лесов Северной Бессарабии. Записки, XXVIII: 29—89.

Окиншевич Н. (1908а). Двудольные северной Бессарабии, собранные летом 1902 года. Записки, XXXI: 61—128.

Окиншевич Н. (1908б). Леса Бессарабии и их отношение к рельефу местности и почвам. Записки, XXXII: 183—236.

Пастернацкая В. Ф. (1927а). Флора окрестностей Одессы и засуха в 1921 году. Записки, XLIII: 25. Доклады, 26 III 1922.

Пастернацкая В. Ф. (1927б). Ход изменения растительности Западного Закавказья. Записки, XLIII: 26. Доклады, 14 XI 1924.

Пастернацкая В. Ф. (1928). Изученность западного Закавказья в ботанико-географическом отношении. Записки, XLIV: 249—262.

Пастернацкая В. Ф. (1929). Критико-систематический обзор крупинных Кавказа. Записки, XLV, 1: 17—78.

Пачоский И. К. (1890). К флоре Крыма. Записки, XV, 1: 57—87.

Пачоский И. К. (1904). Очерк растительности Днепровского уезда Таврической губернии. Записки, XXVI: 1—160.

Пачоский И. (1908). Материалы для флоры северной части Таврической губернии. Записки, XXXI: 1—59.

Пачоский И. (1909а). Очерк растительности окрестностей станции Мотовилова Киевской губернии. Записки, XXXIV: 129—144.

Пачоский И. (1909б). Новые данные о флоре Херсонской губернии. Записки, XXXIV: 85—108.

Пачоский И. К. (1910). Основные черты развития флоры юго-западной России. Записки, XXXIV. Приложение к т. 34 «Записок».

Пачоский И. К. (1914). Заметки о флоре Днепровского уезда Таврической губернии. Записки, XXXIX: 145—175.

Потапенко Г. О. (1918). Флора Одесских солонцов. Записки, XLII: 14. В отчете Общества за 1916 год. Доклад, 24 IX 1916.

Потапенко Г. О. (1927). Почвы и растительность Одесских солонцов. Записки, XLIII: 26. Доклад, 5 XII 1923.

Потапенко Г. О. (1928). Соловец или засуха Тузла. Записки, XLIV: 295—306.

Райс Ч. С. (1927). К морфологии и биологии сверлящих водорослей Одесских лиманов. Записки, XLIII: 34—35.

Рейнгард Л. В. (1885). Альгологические исследования. Материалы для морфологии и систематики водорослей Черного моря. Записки, XI, 2: 201—512.

Ришави Л. (1873). К истории развития *Porphyra leucosticta* Thur. Записки, II, 2: 150—168.

Ришави Л. (1874). Альгологические исследования. Записки, II, 3: 343—369.

Ришави Л. (1879). Отчет об экскурсиях в Севастопольской бухте в 1878 году. Записки, V, 2: 1—19.

Ришави Л. (1884). Материалы для лихенологической флоры Крыма. Записки, VII, 2: 1—10.

Сапегин А. (1908). Материалы для бриофлоры северо-западного Кавказа. Записки, XXXII: 91—99.

Сапегин А. (1909а). Материалы для бриофлоры Крыма. Записки, XXXIII: 71—80.

Сапегин А. (1909б). Описание некоторых ненормальных цветков. Записки, XXXIII: 63—74.

Сапегин А. (1909в). Материалы для флоры мхов Иркутской губернии. Записки, XXXIV: 125—128.

Сапегин А. (1911). О происхождении флоры мхов и вообще флоры Крыма. Записки, XXXVII. Протокол, 22 I 1910.

Сапегин А. А. (1911а). Мхи Горного Крыма (экология, география, флора, карта лесов Горного Крыма). Записки, XXXVI: 15—274.

Сапегин А. А. (1911в). О причинах безлесия верхних плато Крымских гор. Записки, XXXVII. Протоколы, 19 II 1910.

Срединский Н. К. (1872а). Материалы для флоры Новороссийского края и Бессарабии. I. Взгляд на состояние исследования растительности Новороссийского края и Бессарабии с показанием пособий изучения ее. Записки, I, 1: 73—138.

Срединский Н. К. (1872б). Материалы для флоры Новороссийского края и Бессарабии. II. Очерк растительности северной части Таврической губернии. Записки, I, 2: 487—598.

Срединский Н. К. (1873). Материалы для флоры Новороссийского края и Бессарабии. III. Исторический свод наблюдений, относящихся к флоре криптогамов Новороссийского края и Бессарабии. Записки, II, 1 : 17—131.

Срединский Н. К. (1874). Очерк растительности Рионского бассейна. Записки, II, 3.

Степанов В. В. (1928). Ископаемые харовые водоросли из Сарматского моря. Записки, XLIV : 347—360.

Танфильев В. Г. (1927). Дополнение к флоре окрестностей Одессы. Записки, XLIII : 36—37.

Танфильев В. Г. (1928). Запоздывание фаз развития древесных растений в юго-восточной приморской части г. Одессы. Записки, XLIV : 213—220.

Танфильев В. Г. (1929). Пойма реки Тилигула и ее растительность. Записки, XLV, 1 : 91—116.

Танфильев В. Г., А. К. Макаров. (1928). О влиянии р. Днестра на пресноводную флору окрестностей Одессы. Записки, XLIV : 221—226.

Танфильев Г. И. (1912). Из наблюдений в тундрах Архангельской губернии. Записки, XXXVIII. Протоколы, 1911.

Танфильев Г. И. (1918а). Флора и почвы южнорусской степи. Записки, XLII : 13. Отчет о деятельности общества за 1916 г.

Танфильев Г. И. (1918б). И. К. Пачоский как исследователь растительности юга России. Записки, XLII : 3. Отчет о деятельности Общества за 1917 г.

Танфильев Г. И. (1927а). Жесткие зимы на Черном море. Записки, XLIII : 24. Доклады, 19 XII 1920.

Танфильев Г. И. (1927б). О происхождении степных блюд. Записки, XLIII : 25. Доклады, 28 II 1922.

Танфильев Г. И. (1927в). Несколько замечаний о растительности алеппинских песков. Записки, XLIII : 26. Доклады, 21 II 1925.

Хмелевский В. Ф. (1885). Материалы для флоры водорослей Бессарабской губернии. Записки, X, 1 : 71—81.

Хмелевский В. Ф. (1886). К морфологии *Haplotrichum roseum*. Записки, XI, 1 : 23—38.

Шестериков П. (1894). Материалы для флоры юго-западной части Одесского уезда Херсонской губернии. Записки, XIX, 1 : 10—242.

Шестериков П. (1899). Несколько дополнений к флоре юго-западной части Одесского уезда Херсонской губернии. Записки, XXIII, 1 : 45—53.

Шестериков П. (1903). Флора окрестностей Одессы. Записки, XXV : 1—384.

Шестериков П. (1909). Новые дополнительные данные для флоры Одесского уезда. Записки, XXXIII : 1—44.

Эйсмонт А. П. (1889). Список дикорастущих растений в окрестностях г. Кишинева и ст. Раздельной, собранных весной 1888 года. Записки, XIV, 1 : 209—230.

Яната А. А., А. С. Дойч. (1914). Фенологическая характеристика растительных формаций окрестностей г. Николаева Херсонской губернии. Записки, XL, 1 : 35—111.

Институт ботаники
им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев.

Получено 15 VII 1977.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 01 : 581.9

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ МОНОГРАФИЧЕСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ
ПО ГЕОБОТАНИКЕG. S. ROSENBERG. (A REVIEW). BIBLIOGRAPHICAL ANALYSIS
OF MONOGRAPHIC LITERATURE ON GEOBOTANY

Проведен анализ распределения библиографических ссылок 20 монографий по геоботанике по годам их выхода в свет. Отдельно рассматривается историографическая, теоретико-методическая и учебная литература. Делается вывод о перспективности подобного анализа для определения общих тенденций развития геоботанической науки.

Анализ науки как информационного процесса (Налимов, Мульченко, 1969; Моль, 1973) приводит к задаче оценки роста числа публикаций, рассматриваемых в качестве носителей информации, и исследованию динамики отдельных параметров этого процесса. Прежде всего это касается формального статистического анализа языка библиографических ссылок. Следует отметить сложность такого анализа, связанную со специфическим характером этого языка. Язык библиографических ссылок в научных изданиях является ассоциативным (ссылка указывает на работу, которая «подтолкнула» исследователя, своим содержанием способствовала развитию его точки зрения на исследуемый объект или явление; Налимов, Мульченко, 1969). Анализ библиографических ссылок в монографической литературе позволяет проследить за развитием отдельных научных направлений, конвергенцией и дивергенцией различных взглядов на предмет исследования, возникновением новых подходов, получить некоторое представление об эффективности конкретного исследования по его влиянию на данную и смежные науки. Особый интерес представляет библиографический анализ учебной литературы как источников, в которых изложены «более отстоявшиеся» идеи и методы.

В данной работе предпринята попытка провести анализ библиографических ссылок ряда книг по фитоценологии (геоботанике) — науке, которая сложилась достаточно давно, но в настоящий момент переживает этап нового бурного развития. Было рассмотрено 20 монографий, которые группировались в три класса: историографические (в монографиях анализируются пути развития и становления геоботаники), теоретико-методические (несколько более узко специализированные монографии, в которых рассматриваются современные концепции и методы исследования растительных сообществ) и учебные.

Наиболее простой формой анализа библиографических ссылок является анализ распределения числа публикаций, на которые ссылается автор, по годам их выхода в свет. Это распределение несет информацию о сроках между публикацией работ и их цитированием. Оно позволяет косвенно оценить то, в какой мере сегодняшний автор пользуется идеями и методами своих предшественников. Естественно, что очень старые работы практически не цитируются (исключение составляют монографии историографического характера), содержащиеся в них идеи и методы либо исчезают, либо переходят в область общеизвестного (Моль, 1973). Кроме того, учебная литература в силу своей специфики содержит значительно больше ссылок на монографическую литературу (более доступную для обучаю-

Некоторые параметры для характеристики библиографии монографий по геоботанике

	Авторы монографий	Год издания	Число публикаций в списках литературы			Модальный год			Глубина непрерывного цитирования (в годах)			Период подустарения публикаций (в годах)		
			всего	СССР	зарубеж-ных	всего	СССР	зарубеж-ных	всего	СССР	зарубеж-ных	всего	СССР	зарубеж-ных
История-географическая литература	Александрова В. Д.	1969	1631	912	719	3	3	15	84	84	77	14.1	11.2	16.0
	Нищенко А. А.	1971	118	55	63	43	80	43	30	17	75	45.3	36.4	48.0
	Mueller-Dombois D., H. Ellenberg	1974	424			5			74			14.7		
	Трасс X. X.	1976	1571	576	995	22	14	22	144	128	144	29.7	25.3	35.1
Теоретико-методическая литература	Greig-Smith P.	1964 *	312			10			52			10.1		
	Васильев В. И.	1969	413	114	299	6	6	4	52	44	52	8.5	7.3	9.6
	Gounot M.	1969	258			7			60			12.3		
	Pielou E.	1969	153			3			29			8.5		
	Pielou E.	1977	266			3			37			10.3		
	Guinocet M.	1973	501			4			57			16.5		
	Kershaw K.	1974	254			13			57			15.9		
	Миркин Б. М., Розенберг Г.С.	1978	473	319	154	4	4	4	56	54	45	7.7	7.8	7.6
	Марков М. В.	1962	23	23	—	12	12	—	18	18	—	12.0	12.0	—
	Шенников А. П.	1964	352	300	52	14	14	10	79	62	66	18.1	16.5	31.0
Учебная литература	Ярошенко П. Д.	1969	119	95	24	5	5	15	47	47	49	14.5	12.5	18.0
	Быков Б. А.	1970	337	269	68	6	6	15	74	57	24	14.0	12.6	15.2
	Быков Б. А.	1978	95	76	19	15	15	23	66	66	33	14.5	14.2	22.5
	Воронов А. Г.	1973	142	107	35	16	16	14	60	60	27	20.0	18.3	27.0
	Whittaker R.	1975	596			2			59			7.3		
	Работнов Т. А.	1978	288	201	87	9	3	4	71	66	43	12.4	13.0	10.1

* Монография П. Грейт-Смита (1967) переведена на русский язык, однако список литературы, составленный для издания 1964 г., не претерпел изменений; в каждом разделе монографии упорядочены по сроку публикации (исключения составляют вторые издания книг Э. Пилу и Б. А. Быкова).

щихся специалистов), чем теоретико-методическая: ряд учебников содержит до 25—30% ссылок на монографии, например Р. Уиттекера (Whittaker, 1975) и Работнова (1978).

В таблице представлена характеристика библиографических списков для проанализированных монографий по ряду критериев, которые дают представление о форме кривых распределений библиографических ссылок. Для советской литературы рассмотрены характеристики как общего числа ссылок, так и ссылок на советскую и зарубежную литературу. Такое разделение, по-видимому, может в некоторой степени свидетельствовать как о знании советскими исследователями зарубежной литературы, так и о вкладе тех и других в информационный поток геоботанической науки. Отметим, что оценка последнего только по монографической литературе не может дать реального соотношения — в силу доступности информации советские авторы значительно больше цитируют литературу СССР, в то время как наиболее полная историческая сводка Х. Х. Трасса (1976) дает соотношение советских публикаций к зарубежным как 1 : 2. Такое же соотношение дает, например, и анализ реферативного журнала «Биология» за 1977 г. по разделу «Фитоценология. Растительность».

Отметим, что одним из первых библиографический анализ одной геоботанической работы (учебника «Общая геоботаника» М. В. Маркова, 1962) выполнил Х. Х. Трасс (1963); причем анализ был проведен не по списку литературы, фигурирующему в самой монографии (он состоял всего лишь из 23 публикаций), а по публикациям, цитированным в тексте учебника. Всего М. В. Марков ссылается на 328 источников, из которых на русском языке — 274 (84%), а на иностранных языках — 54 (16%). В основном списке литературы не было ни одного зарубежного источника. Интересна таблица, в которой Х. Х. Трасс сгруппировал цитированные источники в пять классов по срокам их опубликования (в %):

	До 1900	1901—1920	1921—1940	1941—1950	1951—1961
Литература на русском языке	6	11	39	20	24
Иностранная литература	6	26	50	1	7

Анализ этой таблицы позволяет видеть, что М. В. Марков пользовался в основном литературой 1921—1940 гг., т. е. максимум цитированной литературы приходится на 30-е годы. Учитывая срок выхода в свет самого учебника (1962 г.), приходится констатировать 30-летнее запаздывание в «переработке» идей своих предшественников. Это неприемлемо ни для учебной, ни тем более для теоретико-методической литературы. Совершенно справедливо подчеркивает Х. Х. Трасс (1963, с. 1542), что пособие по геоботанике «должно давать сконцентрированное изложение достижений и проблем геоботаники сегодняшнего дня, отражать современное состояние науки».

Возвращаясь к обсуждению основной таблицы, кратко остановимся на рассмотрении остальных параметров, по которым обрабатывались библиографические списки. Кроме общего числа публикаций, рассматривается «модальный год» — год от срока издания обсуждаемой монографии, на который приходится максимальное число цитируемых публикаций (год издания самой монографии принят за нулевой). Этот показатель является как бы критерием «современности» работы. Естественно, что монография может считаться современной только в том случае, если она опирается на идеи и гипотезы, высказанные в самое последнее время. Правда, это является необходимым, но отнюдь не достаточным условием современности монографии.

Еще один параметр назван нами «глубиной непрерывного цитирования». «Глубиной» цитирования вообще можно назвать разницу в годах между выходом в свет монографии и самой «древней» публикацией, на которую в ней имеется ссылка. Этот показатель может быть принят в качестве некоторого параметра «историзма» работы. Однако ряд авторов, не ставя

перед собой специальной задачи глубокого рассмотрения истории того или иного вопроса или метода, стараются (вольно или невольно) «щегольнуть» своими познаниями первоисточников, которые часто являются библиографической редкостью и в силу этого труднодоступны. Сами эти авторы чаще всего знакомы с переизданиями или переводами этих работ, которые вышли значительно позже, однако ссылаются не на них, а на первоисточники. Примером подобного рода ссылок можно назвать цитирование трудов Ч. Дарвина. Это вызвало необходимость ввести понятие «глубины непрерывного цитирования» — разницы в годах между сроком издания монографии и сроком издания цитированной в ней «не очень древней работы», которая определялась следующим образом. Если современную литературу автор монографии, как правило, знает достаточно хорошо и активно пользуется работами, вышедшими 2, 3, 4 и т. д. года тому назад, то работы, опубликованные 32, 33, 34 и т. д. года тому назад, привлекаются значительно реже (по причинам, о которых говорилось выше). Литературой за какие-то годы автор вообще не пользуется, что связано как с объективными причинами (малое число публикаций, например, для советской научной литературы связано с годами Великой Отечественной войны), так и с субъективными (литература этого периода не отвечает взглядам автора или устарела). Если промежутки в цитировании между публикациями более пяти лет, то будем говорить о «разрыве» библиографического списка, а последнюю перед разрывом публикацию и будем называть «не очень древней работой». Естественно, что для монографий исторической направленности глубина непрерывного цитирования оказывается значительной. В работах, где «историзм» является случайным, происходит более контрастное выявление характера распределения библиографических ссылок.

Наконец, последним параметром является «период полустарения публикаций» (Налимов, Мульченко, 1969). Этот параметр введен по аналогии с терминологией, принятой при исследовании радиоактивного распада атомов, и представляет собой время, в течение которого опубликована половина цитируемой литературы. Так же, как и модальный год, этот параметр является характеристикой «современности» работы.

Обсуждая результаты, приведенные в таблице, отметим ряд подходов к их интерпретации. Нетрудно видеть, что две основные монографии по истории геоботаники (В. Д. Александровой и Х. Х. Трасса) содержат самые большие по объему списки литературы, однако в силу того, что работа В. Д. Александровой касается не всей геоботаники, а только ее одной (правда, наиболее важной — классификация растительности) составляющей, параметры «современности» ее работы лучше, чем в монографии Х. Х. Трасса (в частности максимально большое число ссылок на современную литературу). Две другие работы, включенные в этот раздел, нельзя отнести только к литературе по истории геоботаники. Так, монография Д. Мюллер-Домбуа и Х. Элленберга ставит своей целью «наведение мостов» между западноевропейской и американской фитоценологией, что, естественно, потребовало подробного рассмотрения не только вопросов истории развития геоботаники в этих странах, но и методов исследования растительности. Эта монография также может быть охарактеризована как современная. Работа А. А. Ниценко стоит в этом ряду несколько особняком. При общем незначительном (для историографических монографий) объеме списка литературы (более чем в 10 раз меньшем по сравнению с книгами В. Д. Александровой и Х. Х. Трасса) она имеет очень большие значения модального года (43 года) и большой период полустарения цитированной литературы (45.3 года). Кроме того, ссылки разбросаны по временному интервалу очень неравномерно, на что указывает варьирование глубины непрерывного цитирования; очень мало цитировалась современная литература. Это можно объяснить следующими соображениями. Исторические «экскурсы» потребовались А. А. Ниценко для обоснования одного из подходов к определению ассоциации, истоки которого он искал в достаточно старых работах. Так, максимум цити-

рованной отечественной литературы приходится на 1891 г. (цитированы работы А. А. Антонова, П. К. Крылова, Н. И. Кузнецова, В. И. Липского и И. К. Пачоского), а зарубежной — на 1928 г. (работы Й. Браун-Бланке, Ф. Клементса, О. Друде, Г. Дю-Рие, В. Люди и Р. Нордхагена). У А. А. Ниценко в списке литературы советских авторов наблюдается большой разрыв — с 1939 по 1953 гг., хотя литература за этот период имеется (так, у Х. Х. Трасса на этот период приходится 89 советских работ, а у В. Д. Александровой — 129). Видимо, автор не нашел «созвучия» своим идеям в публикациях этого периода.

Публикации теоретико-методического характера, как можно видеть из таблицы, имеют наиболее сходные и устоявшиеся параметры распределения библиографических ссылок. Можно даже говорить о некоторой выработавшейся форме цитирования в таких монографиях. Так, если исключить из рассмотрения работы П. Грейг-Смита и К. Кершоу (по причинам, о которых будет сказано ниже), то средние показатели параметров распределения оказываются весьма устойчивыми и «усредненная» теоретико-методическая работа будет характеризоваться объемом литературы в 300—400 наименований, максимальное число публикаций будет приходиться на 4—5 год с момента выхода в свет монографии, глубина непрерывного цитирования составит 43—53 года, а период полустарения — 9—12 лет. Монографии П. Грейг-Смита и К. Кершоу не намного исказят эти средние показатели, однако они не включены в общий анализ из следующих соображений. Эти монографии представляют собой переиздания работ, которые вышли ранее (первое издание книги П. Грейг-Смита вышло в 1957 г., а книги К. Кершоу — в 1964 г.). Как будет показано ниже, для работ, являющихся не переработанным переизданием ранее вышедших, характерно явление «сдвига по фазе» во всех параметрах распределения публикаций, причем этот сдвиг чаще всего равен числу лет между переизданиями работы. Особенно это заметно на модальном годе. Учитывая это, можно предположить (в данной работе это не проверялось), что эта величина (модальный год) уменьшится для обеих монографий до 3—4 лет; также уменьшится и период полустарения публикаций.

При рассмотрении учебной литературы по геоботанике прежде всего обращает на себя внимание большой разброс всех показателей. Выше уже рассматривался учебник М. В. Маркова. Укажем также на монографию Р. Уиттекера, которая может быть охарактеризована как «ультрасовременная» (по всем параметрам она превосходит даже теоретико-методическую литературу; большое число цитированных публикаций связано с тем, что книга рассматривает более широкий круг экологических проблем, чем это принято в геоботанике). Для остальных работ, исключая эти два крайних случая, можно получить следующие средние оценки параметров: объем литературы — 170—270 наименований, модальный год — 9—13, глубина непрерывного цитирования — 61—71 год, период полустарения — 14—17 лет. С точки зрения «усредненных параметров» наиболее удачным является учебник «Фитоценология» Т. А. Работнова (1978).

Наконец, рассмотрим две пары монографий Э. Пилу и Б. А. Быкова, которые представляют собой переработанные переиздания вышедших ранее книг этих же авторов (отметим, кстати, что оба автора изменили начальное название своих книг с «Введения в математическую экологию» и «Введения в фитоценологию» на «Математическую экологию» и «Геоботанику», тем самым подчеркнув как преемственность, так и появившиеся в этих работах различия). В таблице эти монографии помещены рядом, чтобы облегчить их библиографический анализ. Разница во времени выхода работ Э. Пилу (8 лет) наблюдается только на параметре глубины непрерывного цитирования (новая работа имеет глубину цитирования на 8 лет больше), что является вполне естественным. Остальные параметры, особенно параметры современности работы, указывают на значительную переработку («осовремененность») основных идей книги. Так, максимум цитированной литературы в обеих книгах Э. Пилу приходится

на 3 год, что свидетельствует о том, что автор во многом дополнила свою литературу современными изданиями (более 100 публикаций), практически не затронув список работ первого издания книги. Анализируя работу Б. А. Быкова, приходится констатировать, что за новым ее изданием практически остался прежний «багаж» идей. Автор более чем в три раза сократил список литературы, однако максимум цитирования остался на прежнем 1963 г. как для советской, так и для зарубежной литературы. Из этого можно сделать вывод, что монография 1978 г. не стала более современной, чем издание 1970 г.

В данной работе проведен количественный анализ библиографических ссылок монографической литературы по геоботанике. Проблемы такого анализа чрезвычайно разнообразны и сложны. Выполненный в работе анализ достаточно формализован и не претендует на большее, чем на показ некоторых количественных характеристик списков литературы. Он никоим образом не может заменить более глубокого и сложного изучения качественных характеристик цитируемых публикаций. Ссылки на работы могут быть как случайными (однократное цитирование в общем перечислении ряда работ по тому или иному вопросу), так и принципиальными, упоминаемыми многократно. Кроме того, при цитировании тех или иных работ возникает множество этических проблем — можно даже говорить об «этике цитирования» (Налимов, Мульченко, 1969; Моль, 1975). Так, например, в работе Э. Пилу (Pielou, 1977) среди 266 цитированных публикаций нет ни одной (!) работы Р. Уиттекера, который является одним из крупнейших современных экологов и фитоценологов, автором большого числа статей и монографий, работающим в той же области, что и Э. Пилу.

Бесспорно одно: библиографический анализ литературы является чрезвычайно полезным элементом оценки современного состояния литературы и тенденций развития науки или научного направления. В полной мере это относится и к фитоценологии.

ЛИТЕРАТУРА

- Александрова В. Д. (1969). Классификация растительности. — Быков Б. А. (1970). Введение в фитоценологию. — Быков Б. А. (1978). Геоботаника. — Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. — Воронов А. Г. (1973). Геоботаника. — Грейг-Смит Р. (1967). Количественная экология растений. — Марков М. В. (1962). Общая геоботаника. — Миркин Б. М., Г. С. Розенберг. (1978). Фитоценология. Принципы и методы. — Моль А. (1973). Социодинамика культуры. — Налимов В. В., З. М. Мульченко. (1969). Наукометрия. Изучение развития науки как информационного процесса. — Ниценко А. А. (1971). Растительная ассоциация и растительное сообщество как первичные объекты геоботанического исследования. Сущность, свойства и методы выявления. — Работнов Т. А. (1978). Фитоценология. — Трасс Х. Х. (1963). Рецензия на книгу М. В. Маркова «Общая геоботаника». Бот. ж., 48, 10. — Трасс Х. Х. (1976). Геоботаника. История и современные тенденции развития. — Шенников А. П. (1964). Введение в геоботанику. — Ярошенко П. Д. (1969). Геоботаника. — Guinot M. (1969). Methodes d'étude quantitative de la végétation. — Greig-Smith P. (1964). Quantitative plant ecology. 2nd ed. — Guinochet M. (1973). Phytosociologie. — Kershaw K. A. (1974). Quantitative and dynamic plant ecology. 2nd ed. — Mueller-Dombois D., H. Ellenberg. (1974). Aims and Methods of Vegetation Ecology. — Pielou E. C. (1969). An Introduction to Mathematical Ecology. — Pielou E. C. (1977). Mathematical Ecology. — Whittaker R. (1975). Communities and Ecosystems. 2nd ed.

Г. С. Розенберг.

Институт биологии
Банкирского филиала АН СССР,
Уфа.

Получено 3 I 1979.

А. И. Ширяев. Субмикроскопическая и макромолекулярная организация хлоропластов. 1978. «Наукова думка», Киев, 159 с.
20 рис. в тексте и 67 электронных микрофотографий в прил.,
ц. 2 р. 30 коп.

A. E. VASILIEV. A. I. SHIRYAEV. SUBMICROSCOPIC
AND MACROMOLECULAR ORGANIZATION OF CHLOROPLASTS. 1978

Исследования хлоропластов на разных уровнях их организации стали одним из важных направлений в цитологии и физиологии растений. В нашей стране подобные работы проводятся в лаборатории биохимии фотосинтеза Института физиологии растений АН УССР. Итоги работы этой лаборатории в области изучения хлоропластов недавно подведены в книге ее сотрудника А. И. Ширяева. Книга содержит «Введение», 4 главы и «Заключение» (объем 79 стр.), а также приложение из 67 электронных микрофотографий. Во «Введении» автор подчеркивает, что создание из исходных химических соединений искусственных систем, работающих по принципу хлоропластов, позволит увеличить энергетические ресурсы человечества. Для того чтобы научиться собирать эти системы, на первом этапе работы необходимо знать, как устроен природный хлоропласт, и один из важнейших подходов к этому — «разборка» компонентов хлоропласта, прежде всего фотосинтетических мембран. Поэтому наиболее ценными в книге А. И. Ширяева представляются те ее разделы, которые посвящены описанию оригинальных экспериментов автора по фрагментированию хлоропластов, выделению из них различных структурных элементов и «разборке» фотосинтетических мембран. Для проведения этих экспериментов автор использовал разнообразные физико-химические, физические и механические методы, а также метод электронной микроскопии высокого разрешения, которые во многих случаях были им модернизированы. Одним из достоинств книги является довольно подробное описание этих методов. В качестве объектов исследования использовались главным образом пластиды кукурузы и гороха.

В первой главе книги освещена история изучения пластид и вопрос об их происхождении в онтогенезе, описан ряд гипотез о строении тилакоидов и оболочки хлоропластов, результаты опытов по влиянию различных неблагоприятных условий (недостаток или избыток элементов минерального питания, гамма-облучение, измененный свет) на эти органеллы. Автор приходит к выводу, что реакция хлоропластов в конечном счете однотипна, хотя промежуточные структурные изменения могут быть различными. Во второй главе обсуждается проблема структуры оболочки и тилакоидов хлоропластов мезофилла и обкладки проводящих пучков. На основании оригинальных исследований А. И. Ширяевым предложены объемные схемы тилакоидов гран и стромы. Следует отметить, что автору не удалось убедительно продемонстрировать отверстия в мембранах оболочки пластид и его мнение о существовании таких отверстий выглядит неубедительным.

В третьей главе освещены структура и фотохимическая активность фрагментов фотосинтетических мембран, полученных с помощью различных методов дезинтеграции хлоропластов и последующего центрифугирования. В четвертой главе впервые описаны выделенные из фотосинтезирующих мембран молекулярные агрегаты размером 15—30 нм, обладающие высокоэффективным циклическим фотофосфорилированием. Эти агрегаты, по мнению автора, состоят из плотноупакованных субъединиц диаметром 3—6 нм — хлорофилл-белково-липидных комплексов, выполняющих функции улавливания и трансформации солнечной энергии. А. И. Ширяеву удалось также выделить из фотосинтетических мембран частицы так называемого сопрягающего фактора, в которых происходит сопряжение реакций фотовосстановления и фотофосфорилирования. Эти частицы имеют размер около 10 нм и располагаются на обращенной

в строму поверхности мембран тилакоидов гран и тилакоидов стромы. Автор приходит к выводу, что тилакоиды в гранах соединены непрочно, с помощью частиц сопрягающего фактора. На основе электронномикроскопического изучения этих частиц предложена их объемная модель.

В «Заключении» автор подчеркивает, что для создания полного представления о молекулярной организации тилакоидов необходимо проведение работ по сборке фотосинтетических мембран и созданию модельных их аналогов, что позволит приблизиться к созданию искусственного аппарата фотосинтеза. Книга А. И. Ширияева может служить стимулом для развертывания работ в этом направлении.

А. Е. Васильев.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 26 II 1979.

УДК 019.941.002.01 : 581.524

Т. А. Работнов. Фитоценология. 1978. Изд. МГУ. 383 с. Тираж 5 тыс.,
ч. 1 р. 40 коп.

В. М. M I R K I N. Т. А. R A B O T N O V. P H Y T O C E N O L O G Y. 1978.

Современная фитоценология во многом не похожа на фитоценологию 50-х годов. Изменились представления по ряду краеугольных вопросов, изменился аппарат методов. Страницы геоботанических изданий ныне пестрят сложными математическими формулами, широкое распространение получили системный подход и применение быстродействующих ЭВМ. В арсенале фитоценологов появилось сложное оборудование, которое позволяет оценивать сущностные процессы функционирования фитоценозов. Это обилие информации привело к широкому развитию дедуктивного подхода: отмечая частные детали, исследователь часто склонен рассматривать не то, что есть, а то, что, с его точки зрения, должно быть. В целом ряде научных монографий уже вообще отсутствуют какие-либо исходные данные, полученные в природе, а вопросы теории и методики рассматриваются на математических моделях разной степени сложности. Эти в целом исторически оправданные тенденции наряду с большим числом достоинств (главное из которых — формализация представлений о растительности, открывающая доступ широкому приложению таких оперативных помощников человека, как ЭВМ) имеют и свои минусы. Многим геоботаническим изданиям последних лет не хватает биологичности. В этом отношении труд видного советского теоретика-фитоценолога и педагога, заведующего кафедрой геоботаники Московского государственного университета профессора Т. А. Работнова — явление исключительное. Это пособие для студентов и одновременно оригинальная научная монография, которая насквозь биологична. Автором использованы огромная научная литература и свой богатейший опыт наблюдений в природе, умение формулировать многие «почему» и давать на эти вопросы обоснованные ответы. Пожалуй, в целом исследовательский аппарат Работнова как ученого можно назвать индуктивным. Во всем он исходит из фактов, и именно этим в первую очередь можно объяснить насыщение книги биоценологическим материалом. Если идти от природных процессов, то жизнедеятельность и отношения растений можно понять только в связи с функционированием животного компонента. Само по себе выделение фитоценоза в рамках биогеоценоза — это уже результат абстракции при неизбежном игнорировании многих определяющих связей системы.

Однако «нельзя объять необъятное», и потому не следует требовать от новой книги ответа сразу на все вопросы, стоящие перед современной

фитоценологией, — количественный и географический аспекты остались вне поля зрения автора, весьма кратко рассмотрены и ординационно-классификационные методы. В центре книги — проблема взаимоотношений растений в сообществе, отношений растений и животных, вопросы организации и динамики фитоценозов. Такое ограничение круга вопросов вполне правомерно, и потому далее в рецензии мы будем обсуждать не то, что отсутствует в книге (такой книги, где бы разом были в равной степени представлены все вопросы фитоценологии, нет и быть не может), а то, что в книге есть.

«Введение» (с. 5—14) посвящено обсуждению определения фитоценоза и его соотношению с понятиями «биогеоценоз» и «экосистема», что уже с первых страниц готовит читателя к общему «биоценологическому крену» книги.

Глава «Взаимоотношения между растениями и их консортами» (с. 15—73) содержит обзор форм паразитических и симбиотических отношений (мико-, бактерио- и фикосимбиотрофы), а также характеристики лиан и эпифитов. Подробно рассмотрены отношения между растениями и животными (фитофагия, зоохория, механические повреждения, сапротрофия, трансбиотические функции). По каждому из перечисленных вопросов приведены очень интересные и, как правило, не известные большинству читателей примеры. Глубоким обобщением является заключительный раздел «Значение воздействий животных на растения для организации фитоценозов», где Работнов формулирует семь принципов защиты видов растений от полного уничтожения фитофагами и таким образом поддержания биологического равновесия.

Не менее насыщена данными и вторая глава «Взаимоотношения между растениями в фитоценозе» (с. 74—130), где рассматриваются контактные, трансбиотические (включая аллелопатию) и трансбиотические взаимоотношения автотрофных компонентов фитоценоза. Здесь же обсуждается и ряд более общих вопросов, как то: закономерности формирования фитосреды, анализ конкурентных способностей видов растений, результаты влияния растений друг на друга при совместном произрастании (фитоценологическая дифференциация внутри популяций, синэкологический и аутоэкологический оптимумы и соответственно ареалы вида).

Очень полезным является «наведение порядка» в терминологии, которое в этой главе, как впрочем и в других, проводит автор. Критика таких терминов, как «аллелосполия» и «интерференция», выглядит вполне обоснованной. Как реалистические воспринимаются и оценки автором вклада аллелопатии в создание внутренней среды фитоценозов и соответственно подбор его компонентов. Работнов вновь, как и во многих ранее публиковавшихся проблемных статьях и критических рецензиях, подчеркивает подчиненную, второстепенную роль аллелопатии по сравнению с взаимным средообразованием и конкуренцией растений. Аллелопатия может стать ведущим фактором организации фитоценоза только в том случае, если взаимодействующие виды эволюционно не сопряжены (эвкалипт из Австралии и виды колхидской флоры, заносные сорные растения и т. д.).

Глава «Организация фитоценозов» (с. 131—237) является центральной в книге и содержит целый ряд положений, которые автор разрабатывал в течение своей плодотворной научной деятельности. Однако от этого глава не стала «автокомпиляцией», а воспринимается как новое и цельное изложение теории организации сообщества. В главе обсуждаются состав фитоценоза (флористический, экобиоморфный, ценопопуляционный, фитоценологический), вертикальное и горизонтальное сложение сообщества, синузии. Совершенно верно именно в этой главе рассматривать вопросы циклической (суточной, сезонной, многогодичной, связанной с возрастными изменениями) динамики фитоценоза, так как это — форма адаптации сообщества к циклическим изменениям условий местобитания. Автор творчески развивает представления Л. Г. Раменского о флористической неполноценности фитоценоза, сопоставляет флористическую емкость место-

обитания и флористическую емкость сообщества (вновь возвращаясь к вопросу об аутоэкологическом и синэкологическом оптимуме вида). В этой же главе содержатся и наиболее крупные теоретические разработки Работнова о ценопопуляциях и циклических формах динамики сообществ.

Трудно возражать автору по какому-либо вопросу, так как его выводы всегда логически обоснованы и аргументированы примерами. Однако все же, видимо, следует сделать одно замечание принципиального характера.

Т. А. Работнов относится к числу исследователей, которые уже многократно высказывались против признания ярусности обязательным признаком фитоценоза (подземную ярусность Работнов вообще отрицает). С этим трудно не согласиться, так как подобно диалектическому единству непрерывности и дискретности в горизонтальном распределении растительности в вертикальном распределении фитомассы также могут быть выражены и дискретность, и непрерывность. Тропические леса и луга как раз представляют случай, когда выражен вертикальный континуум. Однако, признавая наличие вертикального морфологического континуума, не совсем логично признавать обязательным элементом строения фитоценоза фитоценогоризонты. По всей вероятности, между непрерывностью структуры и функции есть корреляции, и различия в оценках функции разных фитоценогоризонтов связаны в первую очередь с тем, что сопоставляются средние оценки для слоя, а в этом случае существенность их различий неоспорима.

Глава «Продуктивность фитоценозов» (с. 238—251) содержит основные сведения о продуктивности фитоценозов в связи с различными условиями среды и основную терминологию по вопросам продуктивности, которая принята в экологии.

Глава «Смена фитоценозов во времени» (с. 252—325) является наиболее показательным примером индуктивности изложения, которая была отмечена в начале рецензии. Автор придерживается достаточно простой классификации смен, различая первичные и вторичные сукцессии, сингенез, эндэкогенез, антропогенные смены (связанные с рубками лесов, пожарами, осушением, орошением, удобрением, выпасом скота, рекреацией, техногенными причинами), зоогенные, климатогенные и эдафогенные сукцессии. Эта схема может служить причиной дискуссии, так как среди антропогенных смен, которые рассматривает автор, есть смены непосредственно экзогенные и смены восстановительные, которые по природе ближе к эндэкогенезу (последпожарные сукцессии или восстановление лесов после рубок). Однако ценность этой главы именно в прекрасно подобранных и полно описанных примерах, как оригинальных (опыты по искусственному сингенезу на лугах и влиянию удобрений на луговые травостой), так и заимствованных из отечественной и зарубежной литературы. Глава производит впечатление удачно составленной «хрестоматии сукцессий». В результате читающий может полностью представить себе как протекает та или иная сукцессия и каковы внутренние и внешние механизмы, определяющие ее характер. Автор пишет и о климатических сообщениях, но рассматривает эту концепцию вскользь. Быть может, учитывая большую значимость проблемы биологического равновесия, следовало бы этот вопрос рассмотреть более подробно.

Книгу завершает сравнительно небольшая глава «Классификация и ординация» (с. 326—357), которая разбита на разделы, посвященные объему растительной ассоциации, основным подходам к классификации растительности (физиономически-экологические, динамически-генетические, филоценогенетические, флористические, биогеоценологические), представлениям о непрерывности растительного покрова, понятию об ординации растительности и территориальных единицах. Эта глава удалась автору в меньшей степени, чем остальные, хотя к ее несомненным достоинствам нужно отнести обоснование нецелесообразности классификации только на основе доминантов, рассмотрение вопроса о растительном

континууме и обзор основных положений классификационной платформы Браун-Бланке. В качестве примера ординации Т. А. Работнов приводит схему эдафо-фитоценоотических рядов типов леса В. Н. Сукачева, что вряд ли правомерно: ординация, как по Л. Г. Раменскому, так и по Дж. Кертису или Р. Уиттекеру, предшествует выделению типов. В этом случае мы имеем дело скорее с координацией, завершающей классификацию. Вообще сегодня противопоставление ординационных и классификационных методов все больше теряет смысл, так как любой метод ординации может при некотором изменении алгоритма выступать как классификационный, и прав Х. Х. Трасс (1976), который говорит о совокупности ординационно-классификационных подходов.

В заключение хочу выразить чувство глубокой благодарности автору книги, который в ней, как и в недавно изданном «Луговедении» (Работнов, 1974), дал образцы синтетических изданий, сочетающих задачи учебного пособия для завершения формирования студента-старшекурсника в специалиста и научной монографии. На долгие годы книги Т. А. Работнова будут настольными, и гигантский труд, затраченный автором на их составление, окупится тем вкладом, который они внесли в советскую фитоценологию.

ЛИТЕРАТУРА

Работнов Т. А. (1974). Луговедение. — Трасс Х. Х. (1976). Геоботаника, история и современные тенденции развития.

Б. М. Миркин.

Башкирский государственный
университет,
Уфа.

Получено 2 X 1978.

УДК 019.941.002.01 : 502.7

„Красная книга СССР“ и охрана природы. Изд. «Лесная промышленность», М., 1978, с. 460, тираж 10 000 экз., ц. 7 р. 90 коп.¹

I. S. SAFAROV. (A REVIEW). THE RED BOOK OF THE U. S. S. R.
AND PROTECTION OF NATURE. 1978.

Недавно вышла в свет весьма ценная монография «Красная книга СССР», имеющая целью акцентировать внимание широкой общественности на охране редких и находящихся под угрозой исчезновения видов растений и животных. В настоящее время понятие «Красная книга» вошло в сознание людей как строгое предупреждение о грозящей опасности исчезновения редких видов флоры и фауны.

Почин Главного управления по охране природы, заповедникам, лесному и охотничьему хозяйству МСХ СССР в издании настоящей монографии заслуживает всяческой поддержки. Охрана природы в свете решений XXV съезда КПСС, новой Конституции СССР и ряде постановлений партии и правительства приобрела общегосударственное значение.

В предисловии книги подчеркнуто: «Проблема охраны животных и растений стала особенно актуальной сейчас, в эпоху научно-технического прогресса, давшего в руки людей мощные рычаги воздействия на природу. В СССР этой проблеме уделяется большое внимание». Сказанное

¹ Примечание Редакции.

«Красная книга», цитированная выше, обладает в своей ботанической части рядом существенных недостатков как в подборе видов, подлежащих охране, так и в отношении ареалов ряда видов, а также большими погрешностями в иллюстрациях. Последние выполнены на низком художественном уровне и не всегда верны в ботаническом отношении.

непосредственно вытекает из статьи 18 Конституции СССР, законодательно закрепившей принципы охраны природы и поднявшей их до уровня общенародных задач.

Книга состоит из 4 частей: часть I — «Млекопитающие» (включает 62 вида и подвида), часть II — «Птицы» (63 вида и подвида), часть III — «Амфибии и рептилии» (29 видов), часть IV — «Растения» (437 видов).

Книга издана на высоком полиграфическом уровне, напечатана на мелованной бумаге. В общем она оставляет у читателя весьма приятное впечатление. Каждая часть книги имеет подробную библиографию, а в конце дан общий предметный указатель.

В написании и издании книги участвовали крупные ученые и известные организаторы охраны природы — А. М. Бородин, А. Г. Банников, Д. Д. Брежнев, М. С. Гиляров, А. Л. Тахтаджян, Н. В. Цицин, Л. К. Шапошников и др. За короткое время книга стала библиографической редкостью.

Для каждого вида, подвида растений и животных в книге приводятся статус, ареал, условия обитания, запасы, способы размножения, меры по охране и т. д. Оживляют книгу многочисленные рисунки животных и растений, карты их ареалов. Однако, к сожалению, эта замечательная монография, на наш взгляд, не лишена отдельных недостатков. В этой рецензии мы коснемся только ботанической части книги (часть IV, научный редактор В. Б. Куваев, составители Л. С. Белоусова, С. В. Никитина). В частности, представителям растительного мира по сравнению с животным в книге уделено незаслуженно меньшее внимание. Сведения о многих редких и ценных растениях очень скудны и носят анкетный характер, не давая полного представления о конкретном виде.

Нередко встречаются упущения, говорящие о недостаточной осведомленности составителей IV части книги по ряду вопросов. Так, например, на стр. 274 указано, что *Diospyrus lotus* L. — хурма кавказская — распространена в Колхиде и Талыше. Между тем известно, что в области Большого Кавказа, в пределах Алазанской долины, в отдельных рефугиумах сохранились хурмовники, являющиеся уникальными фитоценозами третичного периода (Прилипка, 1954; Сафаров, 1962, 1966). Отсутствуют также сведения о наличии *Platanus orientalis* L. — платана восточного — в Алазанской долине и Северном Карабахе (стр. 384), где сохранились целые рощи этого уникального реликтового вида (Сафаров, 1966; Арушанов, 1977).

На стр. 297 указано что на Большом Кавказе (Исмаиллинский р-н Азерб. ССР) сохранилось всего 83 экз. *Quercus castaneifolia* С. А. М. — дуба каштановидного, в то время как в действительности здесь, в междуречье Гирдыманчай и Геокчай, этот дуб образует чистые насаждения или смешанные с другими породами древостой на площади свыше 2 тыс. га. Еще большим существенным упущением является утверждение, что дуб каштановидный в Талыше сохранился отдельными островками или единичными экземплярами, в то время как он является одной из главных лесообразующих пород в лесах Талыша, занимающих свыше 150 тыс. га (Прилипка, 1954; Сафаров, 1962; Сафаров, Джалилов, 1973). Тем не менее факт занесения дуба каштановидного как ценнейшей реликтовой породы в «Красную книгу» не может вызвать возражений, хотя его и нельзя считать вымирающим видом.

На стр. 321 говорится о том, что восточная граница *Pterocarya pterocarpa* (Michx.) Kunth на южном склоне Большого Кавказа доходит до г. Шемахи (юго-восточная оконечность БК). Отдельные экземпляры этого вида встречаются в районе реки Геокчай, т. е. более чем в 100 км западнее Шемахи. На стр. 440—441 указано распространение дзельквы *Zelkova carpinifolia* (Pall.) Dipp. в Шемахинском р-не, однако она здесь никогда не произрастала. Единственная роща дзельквы в восточной части Большого Кавказа находится в Кахетии (Абашидзе, 1947), удаленной от Шемахи более чем на 500 км. В книге отмечается, что чистые насаждения дзельквы (площадью 1.2—2 га) свойственны Колхиде. В действи-

тельности же дзельква наряду с дубом каштанolistным во многих типах лесов Талыша является ведущей лесообразующей породой и распространена по всему Талышу, где леса с ее участием занимают гораздо большие площади, чем в Кольхиде. Авторы отмечают, что дзельква растет в составе низинных широколиственных лесов как примесь, в то время как в Талыше она доходит до верхнего предела горных лесов (1500—1700 м), встречаясь также в составе нагорно-ксерофитной растительности.

Наряду с этим отметим, что в «Красную книгу» занесена *Zelkova hircana* Gross. et Jarm., между тем необоснованность выделения ее в самостоятельный вид доказана рядом авторов (Черепанов, 1957; Сафаров, 1967). В настоящее время существует один вид дзельквы — *Z. carpinifolia*.

Ошибочным является также утверждение на стр. 379, что сосна эльдарская *Pinus eldarica* Medw. на хребте Эльяр-оуги поднимается до 1400—1600 м над ур. м., в то время как сосна здесь распространена в пределах до 600 м, а самая высокая точка хребта находится на высоте 601 м.

Нельзя согласиться с тем, что целый ряд видов, являющихся эндемичными реликтами и проявляющих тенденцию к исчезновению, остались не занесенными в «Красную книгу», например, *Castanea sativa* Mill. — каштан съедобный, сохранившийся только на небольших участках в причерноморской зоне Краснодарского края, Западной Грузии и отдельными группами в Алазанской долине и западном Предкавказье. Каштановые насаждения имеют явную тенденцию к сокращению ареала. Естественное возобновление в них сильно угасает как по причинам биологического характера (изменение экологических факторов, болезни, вредители и т. д.), так и в связи с антропогенным воздействием (сбор плодов, пастьба скота и проч.). По данным К. Л. Тугуши (1966), грибом *Endothia parasitica* (Murr) et And. в лесах Абхазии поражено до 42% каштанников, причем болезнь эта прогрессирует, захватывая все новые и новые насаждения. Сильно распространена эта болезнь также и в каштановых насаждениях Азербайджана. Известно, что в результате этой болезни были почти полностью сведены на нет каштановые леса США, Франции, Италии и др. стран. То же самое можно сказать о *Juglans regia* L. — орехе грецком, уникальном реликте третичного периода, сохранившемся на отдельных небольших участках в Закавказье и несколько больших массивах в Средней Азии. В настоящее время площади ореховых древостоев из года в год сокращаются. Сохранение же существующих естественных насаждений как генетического фонда является весьма желательным.

Далее укажем, что *Pyrus hircana* Fed., *P. grossheimii* Fed. — виды груши, эндемичные для флоры Талыша и уцелевшие только на небольших площадях, также остались вне «Красной книги». Следует отметить, что перечисленные виды груши являются связующим звеном между флорами юго-восточной Азии и Кавказа.

Acer velutinum Boiss., клен бархатистый, характеризуется незначительной численностью и встречается только небольшими фрагментами в узких полосках приречных лесов в Талыше и единичными экземплярами в Алазанской долине (Сафаров, 1971). Отметим, что ни один из 32 видов рода *Acer*, к сожалению, не включен в «Красную книгу», хотя среди них есть редкие и исчезающие виды и в первую очередь *A. velutinum*.

Весьма желательно занесение в «Красную книгу» СССР *Quercus macranthera* Fisch. et Mey. — дуба восточного, занимающего узкую полосу в высокогорьях Кавказа и больше нигде в СССР не встречающегося. В результате интенсивной бессистемной пастьбы скота естественное возобновление в этих дубравах сильно подавлено, происходит неуклонное снижение верхней границы таких лесов и общей их площади, что в свою очередь влечет за собой усиление эрозии, возникновение горных потоков, снежных лавин и других стихийных бедствий. Эти дубравы нуждаются в строгой охране.

В книге не учтены существенные, носящие научный характер вопросы охраны ценных уникальных биогеоценозов. Поясним это на конкретных

примерах. Как известно, в Закавказье редкие и исчезающие виды эндемичных вечнозеленых кустарников, в частности *Ruscus hyrcanus* Pojark., иглица гирканская, *Ilex hyrcana* Pojark., падуб гирканский, *Danae racemosa* (L.) Moench, дакая ветвистая и др., находятся под пологом лесов, рубка и чрезмерное изреживание которых оказывается губительным для указанных видов. Поэтому небольшие фрагменты леса с участием вечнозеленых кустарников должны быть неприкосновенными, даже если лесообразующие виды и не занесены в «Красную книгу».

Мы думаем, что в подобных изданиях необходимо акцентировать внимание общественности также на охране и упорядочении пользования ныне беспощадно уничтожаемых ценных пищевых, лекарственных и технических растений, например *Hippophaë rhamnoides* L., *Rhus coriaria* L., *Cotinus coggygria* Scop., *Rhodiola rosea* L. и др., ресурсы которых не только из года в год, но и со дня на день катастрофически уменьшаются. При сохранении существующих варварских способов заготовки и использования этих растений в самом ближайшем будущем последние окажутся на грани полного исчезновения.

«Красная книга» издана на основании Постановления коллегии МСХ СССР, ею же утверждено положение, предусматривающее занесение в «Книгу» находящихся под угрозой исчезновения редких видов животных и растений. На наш взгляд, «Красная книга» должна иметь специальное положение, утвержденное соответствующими государственными или правительственными органами. Без такого положения «Красная книга» не будет иметь юридической силы, а останется только хорошей монографией и своей главной задачи не выполнит.

И, наконец, отметим, что для такой огромной территории, как территория нашей страны, с ее богатейшими растительным и животным миром, количество занесенных в «Красную книгу» видов и подвидов растений (437) является крайне недостаточным. Следует напомнить, что в «Красную книгу», изданную Ботаническим Обществом (1975), было занесено 600 видов высших растений флоры СССР, преимущественно эндемичных для нашей страны и нуждающихся в государственной охране. При этом для второго издания книги совершенно справедливо намечалось количество видов довести до 4000, или примерно до 20% всей флоры СССР.

Несмотря на отмеченные недостатки, «Красная книга» несомненно послужит благородному делу охраны редких и исчезающих видов флоры и фауны СССР и вместе с тем ознакомит широкий круг читателей с золотым фондом флоры и фауны нашей страны и принципами их охраны.

Надеемся, что в недалеком будущем Всесоюзное Ботаническое Общество совместно с вновь созданным Институтом охраны природы и заповедного дела МСХ СССР, возьмут на себя труд по подготовке и изданию новой «Красной книги» на более высоком научном уровне и с исправлением всех недостатков, допущенных в предыдущих изданиях.

Желательно для удобства использования, а также с целью охвата большого числа видов растений и животных, подлежащих государственной охране, очередное издание «Красной книги» осуществить отдельными томами для ботанических и зоологических объектов. Необходимо, чтобы в ее подготовке принял участие также Зоологический институт АН СССР.

Такая «Красная книга» могла бы быть неоценимым подспорьем в изучении курса охраны природы, уже введенного в обязательную программу средних и высших учебных заведений страны.

В заключение следует подчеркнуть, что авторами «Красной книги» выполнена большая и полезная работа. Указанные же нами упущения отнюдь не снижают достоинства этого труда, а направлены на его улучшение при последующих изданиях.

ЛИТЕРАТУРА

Абашидзе Я. Л. (1947). Дзельква в Кахетии. Сообщение АН Груз. ССР, 7, 1—2. — Арушанов Г. И. (1977). Роща платана в Нагорном Карабахе (Азерб. ССР). Бот. ж., 62, 1. — Прилипко Л. И. (1954). Лесная растительность

Азербайджана. — Сафаров И. С. (1962). Важнейшие древесные третичные реликты Азербайджана. — Сафаров И. С. (1966). Новое местонахождение платана. Бот. ж., 51, 6. — Сафаров И. С. (1967). Изучение внутривидовой изменчивости некоторых третичных реликтов лесных фитоценозов Талыша. Бот. ж., 6. — Сафаров И. С. (1971). Уникальные ботанические объекты Азербайджана и их охрана. В кн.: Вопросы охраны ботанических объектов. Л. — Сафаров И. С., Г. Г. Джаллов. (1973). Биологическая продуктивность дубрав Талыша из дуба каштановолистного. Лесоведение, 3. — Тугуши К. Л. (1966). Каштановые леса Абхазии и пути их улучшения. Автореф. канд. дис. Тбилиси. — Черепанов С. К. (1957). Обзор видов рода *Zelkova* Spach и *Hemiptelea* Planchon. Ботанические материалы Гербария БИН АН СССР, М.—Л.

И. С. Сафаров

Институт ботаники АН АзербССР,
Баку.

Получено 18 XII 1978.

УДК 019.941.002.01 : 581.524.4 (477.75)

Н. И. Рубцов. Растительный мир Крыма, 1978, «Таврия», Симферополь, 128 с. 26 черно-бел. илл., тираж 50 000 экз., ц. 40 к.

К. Р. РОРОВ. N. I. RUBTSOV. PLANT WORLD OF CRIMEA. 1978.

Рецензируемое издание представляет собой научно-популярный очерк по флоре и растительности Крымского п-ова. Книга состоит из глав «Видовой состав и хозяйственная оценка флоры Крыма», «Растительные сообщества гор, предгорий, равнин и низкогорий», «Бережь природу — бережь жизнь», а также содержит указатель приведенных в тексте 341 наименований растений (на русском и латинском языках) и краткий перечень рекомендованной литературы.

На сравнительно небольшой территории Крыма (25.5 тыс. км²) обитает около 2400 видов сосудистых растений, а также свыше 1000 экзотов. Кратко анализируя флору, автор отмечает ее значительный эндемизм (240 видов) и показывает флористические связи Крыма с Кавказом и Средиземноморьем. Вместе с тем охарактеризованы ресурсы кормовых, лекарственных, пищевых, технических, а также декоративных растений. Основное внимание уделено растительности горной части Крыма, которая описана по высотным поясам в пределах северного и южного макросклонов Крымских гор, включая их нагорья (яйлу). На равнинах и в зоне низкогогорья выделены степной, луговой и пустынный типы растительности. В заключение приведена картосхема девяти геоботанических районов полуострова.

Окруженная морем, солнечная Таврида становится все более популярным местом массового отдыха трудящихся и учащейся молодежи. Автор не без основания бьет тревогу по поводу безудержного роста туризма в Крыму, что ставит под угрозу дальнейшее сохранение здесь природных экосистем в целом. На конкретных примерах показан тот невосполнимый ущерб, который стихийно наносит человек природе, нарушая тем самым среду своего же обитания на Земле. Особенно остро стоит проблема сохранения редчайших, исчезающих растений, часть из которых безвозвратно уже утеряна. В книге приведен перечень самых редких видов флоры Крыма с краткой характеристикой и рекомендацией включения части из них в «Международную Красную книгу». В заключение автор предлагает систему мер по усилению охраны природы горного Крыма с целью ее сохранения для будущих поколений.

Со времен Х. Х. Стевена Крым привлекал внимание ряда видных ботаников, досконально изучивших и описавших флору и растительность этого небольшого полуострова. О нем издана огромная ботаническая литература. Однако научно-популярное изложение материалов о растительном мире Крыма имеется лишь в немногих изданиях. В этом отношении рецензируемая книга в какой-то мере восполняет солидный долг

ботаников перед массовым читателем. Написана она на достаточно высоком научном уровне и в то же время доходчиво и увлекательно. Издание это может служить образцом в деле популяризации ботаники и пробуждения чувства ответственности человека за сохранность удивительного мира зеленых растений.

В книге имеются лишь небольшие упущения и неточности. Так, в главе о флоре не отмечены ядовитые виды, среди растений нагорий не фигурируют столь типичные для яйлы можжевельниковые стланики *Juniperus depressa* Stev. и *J. sabina* L., земляничник мелкоплодный *Arbutus andrachne* L. не может полностью сбрасывать свою кору (стр. 33), ошибочно отмечено, что фисташка туполистная *Pistacia mutica* Fisch. et Mey. в Крыму размножается лишь вегетативным путем, так как у нее не вызревают плоды (с. 36), в популярном издании не следует держи-дерево называть палиурусом, а подснежник галантусом. Книга хорошо иллюстрирована, но лишь черно-белыми рисунками. Отмеченные незначительные упущения и погрешности не могут умалить общих достоинств книги и легко исправимы при ее переиздании. Не может быть сомнения в том, что вышедшая в свет книга Н. И. Рубцова «Растительный мир Крыма» будет воспринята читателем с интересом и благодарностью.

К. П. Попов.

Туркменская опытная станция
Всесоюзного института растениеводства
им. Н. И. Вавилова,
пос. Кара-Кала.

Получено 12 VI 1978.

ХРОНИКА

УДК 002.704.31 : (063)+796.51 : 58 (47+57)

Е. П. Матвеева, А. М. Семенова-Тян-Шанская

XIV КОНФЕРЕНЦИЯ-ЭКСКУРСИЯ БОТАНИКОВ СОВЕТСКОЙ ПРИБАЛТИКИ
В ЛАХЕМААСКОМ НАЦИОНАЛЬНОМ ПАРКЕ И ТЕХНОГЕННОЙ ЗОНЕ
СЕВЕРНОЙ ЭСТОНИИE. P. MATVEYEVA, A. M. SEMENOVA-TYAN-SHANSKAYA.
XIV CONFERENCE-EXCURSION OF BOTANISTS OF SOVIET PRIBALTIC
IN LANEMAA NATIONAL PARK AND TECHNOGENOUS ZONE
OF NORTHERN ESTONIA.

XIV конференция-экскурсия состоялась с 3 по 10 июля 1978 г. в мотеле «Вийтна» на берегу озера Льяного (Лина Ярв), находящегося в национальном парке. Доклады на конференции перемежались осмотром разнообразных объектов. В работе приняли участие 65 человек из 22 научных учреждений 10 городов страны — (Таллин, Тарту, Рига, Елгава, Саласпилс, Вильнюс, Каунас, Москва, Ленинград, Свердловск).

К началу конференции были опубликованы тезисы 45 докладов на русском языке «Охрана и восстановление растительного покрова» (1978). Кроме них, участникам вручили красочный буклет с картой и текстом «Лахемааский национальный парк» (НП), составленные Я. Эйлартом (1978). К тому же можно было приобрести буклеты на эстонском и русском языках — «Вийтна. Природная тропа» Т. Рейнвальда (1977) и «Отдыхающему в Вийтна» (путеводитель) В. Раннику (1974) и очень интересный журнал с цветными фотографиями «Искусство и быт» (1978). Все это помогло быстро ориентироваться, узнать и запомнить многое о северной Эстонии.

Прокомментируем все доклады, состоявшиеся на конференции, и тезисы, опубликованные в сборнике, отступив от календарной программы докладов и экскурсий.

После вступительного слова вице-президента АН ЭССР, академика Э. И. Пауловича и председателя оргкомитета доктора биологических наук, профессора, заслуженного деятеля науки ЭССР Л. Р. Лаасимер с докладом на тему «Организация и краткая характеристика Лахемааского НП» выступил заместитель директора Лахемааского НП А. В. Каазик (в соавторстве с М. К. Каск) (Институт зоологии и ботаники АН ЭССР, Тарту). Докладчик сообщил, что парк был организован в 1971 г. в северо-западной части Эстонии на площади 64 000 га. Его задачами являются сохранение природного комплекса, типичного для северной Эстонии, и ознакомление с ним населения.

Парк охватывает четыре физико-географических района с разными интересными формами рельефа (береговые валы, уступы, обрывы глинта, валунные и карстовые поля, водопады). Берега Финского залива изрезаны четырьмя крупными полуостровами — мысами до 10 км длиной — с заливами между ними. Название местности Лахемаа и означает «Край заливов». Здесь много островов и островков (20—30), 11 озер и 6 рек с многочисленными притоками.

Около 70% площади парка покрыто лесами, 14% занимают луга, 5% — поля. Довольно много болот. Выявлено около 800 видов сосудистых растений, в том числе 24 редких. В парке можно встретить животных и птиц, обитающих в республике. Нынешняя территория парка была заселена человеком уже в неолите. Два городища и каменные могильники имеют возраст около 2000 лет. Обрядовые камни, памятники архитектуры (бывшие имения, старинные рыбацкие поселки, часовни, корчмы) относятся к XVII—XVIII вв. Все это представляет большой интерес и ценность для охраняемой территории.

Геоморфологическое и ландшафтное расчленение парка обрисовала в своем докладе географ Э. В. Линкрус (Тартуский государственный университет).

М. К. Каск отметила относительную бедность флоры парка, составляющей, однако, около половины флоры Эстонии. Кроме высших цветковых растений, найдено более 100 видов мхов, около 200 лишайников и примерно 150 видов шляпочных грибов.

Сведения о растительном покрове сообщила Л. Р. Лаасимер (Институт зоологии и ботаники АН ЭССР, Тарту). Несмотря на давнее заселение территории, она сохранила малоизмененные природные комплексы. В растительном покрове преобладают лишайниковые и брусничные сосняки на старых песчаных береговых валах. Небольшие участки на более богатых почвах заняты ельниками-кисличниками. В предглинтовой и низменной частях распространены заболоченные леса с елью, березой пушистой, ольхой черной, а по окраинам сфагновых болот — с сосняками сфагновыми. Широколиственные и альварные леса встречаются реже. Первые преобладают на обрывах, у подножий глинта и в поймах некоторых рек (Валгейги и Лообу). В них распространены липа, ясень, клен, ильм, ольха черная, ива козья, ель. В кустарниковом ярусе встречаются орешник, рябина, калина и др. Травяной покров богат видами, типичными для широколиственных лесов: *Galeobdolon luteum*, *Lathyrus vernus*, *Stellaria nemorum*, *Aegopodium podagraria*, *Viola mirabilis*, *Impatiens noli-tangere*, реже *Linaria rediviva*, *Campanula trachelium*, редко *Allium ursinum*. Альварные леса сохранились преимущественно на глинтовых мысах в западной части парка. Наиболее интересным участком является альварный лес на мысе Колга, насчитывающий до 10 видов деревьев и кустарников и 50 видов травянистых растений. Довольно большие площади занимают болота, из которых два массива выделены в резерваты: болото Лаукасоо — верховое с озерками и мочажинами — и Сууренкырве — переходное. Болот низинного и ключевого типов мало.

Луга и лесо-луга в пределах парка несут черты сильного антропогенного влияния (залежные сенокосы или бывшие пастбища). В травостоях часто доминирует учулка дернистая, на сухих местах — овсяница овечья, на низинных осушенных участках — молиния голубая и др. Преобладают травостои бедного видового состава (20—25 видов). Богаче лесо-луга с черной ольхой, березой и елью. На них в среднем можно встретить 40 видов, а в долинах рек Мустыйги, Валгейги, Оанду, Лообу — до 75—80 видов.

Травяная растительность альваров на известняковой плите с маломощным почвенным слоем встречается в самой западной части парка на небольшой площади. Несмотря на большую длину береговой линии, типичных приморских лугов очень мало, но они довольно разнообразны. Из охраняемых видов встречается *Lathyrus maritimus*. В низменных местах преобладают заросли тростника.

Во втором сообщении «Охрана и восстановление растительного покрова альваров» Л. Лаасимер раскрыла вторичное происхождение травяной растительности, возникающей на месте альварных лесов вследствие многовекового умеренного выпаса скота. После прекращения пастбы территория медленно зарастает можжевельником, который держится в течение 70—80 лет. Затем его сменяют смешанные леса, а типичные для современных альваров растения постепенно исчезают. Для сохранения современной альварной растительности необходим умеренный выпас лошадей или овец (не более 2—3 овец на 1 га за вегетационный сезон). Крупный рогатый скот слишком сильно вытаптывает и без того тонкий слой почвы, а обильное удобрение экскрементами способствует развитию нитрофильных сорняков.

А. А. Калда (Эст. НИИ лесного хозяйства и охраны природы, Тарту) охарактеризовала широколиственный предглинтовый лес — реликтовый тип растительности в Эстонии. Он представлен сообществами *Ulmus*—*Acer*—*Tilia*, *Quercus* и *Fraxinus* с травяным покровом. Сейчас такие леса покрывают лишь 0,6% лесной площади.

Х. А. Краль и К. М. Порк (Институт зоологии и ботаники АН ЭССР, Тарту) доложили о современном состоянии естественных лугов Эстонской ССР. На них выявлено 690 видов луговых растений. Вышедшие в прошлом из-под леса луговые почвы бедны основными элементами питания, и развивающиеся на них травы дают невысокие урожаи. В 1951 г. такие луга занимали $\frac{1}{3}$ площади республики и около 80% их было представлено лесо-лугами. В настоящее время они потеряли хозяйственное значение, часть их площади окультурена, остальная зарастает кустарниками и деревьями. Природные многовидовые луговые сообщества и отдельные виды растений исчезают. В связи с этим возникает необходимость охраны и заповедания эталонных луговых сообществ и растений. В имеющихся заповедниках и заказниках представлены приморские лесо-

луга, меньше — альварные и совершенно недостаточно — суходольные. Вследствие осушения полное исчезновение грозит таким типам заболоченных лугов, как асс. *Sesleria coerulea*—*Primula farinosa*; *Caricetum hostianae*; *C. davallianae*; *Schoenetum fergusoniae*, которые можно сохранить вместе с кальцефильными низинными болотами. Не менее важно сохранить луговые сообщества, находящиеся на границе своего ареала: асс. *Molinietum medioeuropaeum* и *Arrhenatheretum medioeuropaeum*. Необходима организация микрозаказников с произрастанием редких луговых растений.

В. В. Мазинг (Тартуский государственный университет) в докладе «Об охране водноболотной растительности в условиях культурного ландшафта» отметил, что в связи с массовым осушением болот и заболоченных земель нарушен водный баланс и весь природный комплекс этой экосистемы, что отрицательно сказывается не только на ней, но и на окружающей территории.

В интересах углубленного изучения и охраны болот мира в 1967 г. создана международная организация «Телма». В 1968 г. сформирована советская группа «Телма», которая неоднократно освещала свою работу в печати. В Эстонии работа по охране и изучению болотных экосистем поставлена хорошо. Из трех имеющихся заповедников один гидроболотный. Кроме того, имеется три болотных заказника и 100 болотных массивов взято под охрану. Ведется большая научно-пропагандистская работа по охране болот (издание плакатов, брошюр, проведение экскурсий и др.). Значение охраны болот в настоящее время увеличилось в связи с тем, что на мировом рынке чрезвычайно возросла стоимость торфа. Помимо традиционных форм его использования (топливо, подстилка и др.), он стал особенно цениться как абсорбент (поглотитель) вредных радиоактивных веществ и как ценное химическое сырье.

Т. Э. Фрей (Институт зоологии и ботаники АН ЭССР, Тарту) в тезисах «О структуре естественных лесов» отметил сложность их состава по сравнению с искусственными посадками, но несколько меньшую продуктивность.

Х. Х. Трасс (Тартуский государственный университет) доложил об антропогенных типах растительности, отметив относительную устойчивость многолетних культурных сообществ в строго заданных и поддерживаемых условиях существования, соответствующих их требованиям и эколого-биологическим и фитоценотическим особенностям.

Я. Х. Эйларт (Тартуский государственный университет) рассказал о принципах планировки природно-учебных троп и своеобразии Лахемааского национального парка.

Расскажем об объектах, осмотренных нами во время экскурсий по НП.

Мотель «Вийтна» окружен сосновым лесом, озерами, в которых произрастают, кроме обычных, редкие виды растений: *Isoetes lacustris*, *Lobelia dortmanna*, *Sparganium gramineum*, *S. angustifolium*. К западу от «Вийтна» находятся знаменитые водопады на реках Валгейги и на Лообу.

В 8 км к северу расположен парк с незначительным числом интродуцированных пород деревьев и кустарников на базе природного леса. В травяном покрове растут редкие растения: *Anemone ranunculoides*, *Asarum europaeum*, *Festuca gigantea*, *Galeobdolon luteum*, *Mycelis muralis*, *Pulmonaria officinalis* и др.

В юго-западной части ПН, омываемой с севера Колгаским заливом, у мысов Лоо и Муукси плато обрывается, его высота здесь 45—47 м над ур. м. Давно заселенный людьми, этот район подвергся сильному антропогенному воздействию. На альварных и дерново-карбонатных почвах проводились вспашка и выпас, а леса сохранились лишь частично. Преобладают травяные формации. На обрыве глинта, неудобного для использования человеком, сохранились фрагменты природного широколиственного леса. На предглинтовой равнине распространены заболоченные леса и заросли тростника (но они уже подвергаются осушению). Недалеко от края глинта расположено старинное городище Муукси, которое было заселено в конце I—начале II тысячелетия. Отсюда открывается широкий обзор на залив Колга, побережье п-ова Юмиде и мыс Цитре. На последнем разбросано 30 древних каменных курганов-могильников (семейных и родовых).

В 21 км от Таллина, в районе Костивере, мы посетили альварные луга и большое карстовое поле (2,5 км×500 м), образовавшееся в результате деятельности реки, уходящей под землю. Подмытая известняковая порода образует причудливые останцы. Экскурсию вела Л. Р. Лаасимер. Мы познакомились с широколиственным лесом в долине р. Валгейги и водопадом Йоавески.

Болотные резерваты Лаукасоо (830 га) и Харасоо (900 га) закрыты для массового посещения, и мы осмотрели типичное верховое болото Вируссоо (150 га), по которому

проложена учебная тропа. Она обозначена полосками на коре деревьев, окружающих болото, а по нему сделан настил из досок. Проводивший экскурсию В. В. Мазинг рассказал о динамике торфяной залежи, сменах растительного покрова и сообщил, что в Эстонии насчитывается 4000 верховых болот.

Мы познакомились с объектами п-ова Пяриспеа, где господствуют леса, лесолуга и прибрежная растительность.

Побывали мы на п-ове Кясьму, где есть сплошное валунное поле (400 га) и обилие отдельно стоящих крупных валунов, достигающих 5 м высоты и до 20 м в диаметре. В растительном покрове особенный интерес представляют синузии мхов и папоротников, среди которых встречаются редкие виды.

Из природных и исторических объектов вне территории НП мы посетили в северной Эстонии оз. Улясте (63 га), в окрестностях которого растет лобелия Дортмана и полушник. Интересен здесь и оз, протянувшийся на 6 км и достигающий высоты 20 м, покрытый сосновым лесом. Характерный для северной Эстонии глинт тянется здесь непрерывной полосой несколько десятков километров и достигает высоты 55,6 м. На крутых скалах обнажаются слои горных пород. Господствуют широколиственные леса богатого видового состава, мало затронутые антропогенными факторами. У подножия глинта растут первичные черноольшаники.

Восточнее сел. Онтика на глинте расположен один из красивейших парков северной Эстонии «Тойла-Ору», находящийся под охраной. Его площадь 105 га, там произрастают 270 видов и форм деревьев и кустарников. Господствуют местные породы (90%), но есть и экзоты с Дальнего Востока и Северной Америки.

В докладе А. Меллума (Латв. НИИ лесохозяйственных проблем, Рига) «Формирование и охрана ландшафтов в национальном парке „Гауя“» было дано представление о разнообразии и красоте ландшафтов бассейна р. Гауи, сведения о котором дополнило сообщение Э. Я. Ринкус и Р. Э. Лимбена (сотрудники НП «Гауя») «Проблемы охраны растительности лигатненской рекреационной зоны». Парк организован в 1973 г. Его площадь (92 тыс. га) разделена на три зоны: охраны природы с резерватами и участками, охраняемыми от посторонних посетителей; рекреационного использования с регулируемой численностью туристов и отдыхающих; нейтральную. В окрестностях городов Цесис и Сигулда ежегодно бывает огромный поток туристов и отдыхающих (на площади около 5 тыс. га, в том числе 2,8 тыс га лесов).

Район с. Лигатне (800 га) характеризуется елово-березовыми лесами (кисличными, зеленомошными и черничными). Это природно-учебный парк, предназначенный для просветительных целей — пропаганды знаний о природе и ее охране. Посетители парка знакомятся с растениями и растительностью, дикими животными, геологическими объектами и природными ландшафтами.

С докладом «Первые итоги изучения флоры и растительности НП Латвии» выступили Г. Б. Клявиня, М. Р. Плотнике, Л. В. Табака (Институт биологии АН ЛатвССР, Рига). Парк почти полностью входит в физико-географический район древней долины р. Гауи. В настоящее время выявлено 830 видов цветковых растений и папоротников, в том числе 40 охраняемых видов республиканского значения. Составлена программа дальнейшего изучения флоры и растительности.

Г. Т. Абе́ле (Латвийский государственный университет, Рига) сделала доклад на тему «Охраняемые территории как основа организации охраны флоры». Были названы заповедники (комплексные и болотные), орнитологические заказники, природные парки, дендрологические насаждения, охраняемые ландшафты, геолого-геоморфологические объекты и др. Из 109 охраняемых видов растений в заповедниках сосредоточено 48. Под охраной разного ранга находится 93 вида. Автором составлена и опубликована «Методика для инвентаризации местонахождений редких и охраняемых растений Латвийской ССР» (1978).

С. Лайвиня и М. Лайвиньш (Латв. НИИ лесохозяйственных проблем, Рига) сообщили о растительности озерных островов Латвии и некоторых аспектах их охраны. В республике насчитывается 133 озера, на 88 из них есть острова, общее число которых составляет 343, а площадь 13,3 км². Острова интересны тем, что известен их возраст и на них легко проследить сукцессионные ряды, которые начинаются сообществами мелководий — *Phragmites australis*—*Carex acutiformis*—*C. elata* и завершаются широколиственным лесом *Tilia cordata*—*Quercus robur*—*Corylus avellana*. Эти леса мало затронуты хозяйственной деятельностью человека. Резерватами и ботаническими за-

казниками со строгим режимом охраны в Латвии охвачено 75 островов площадью 3,6 км².

И. Р. Риекстиныш (Латв. НИИ лесохозяйственных проблем, Рига) сделал доклад «Опыт охраны и воспроизводства тисса ягодного *Taxus baccata* L.». Этот редкий вид уже 50 лет находится под охраной.

А. В. Звиргзд (Ботанический сад АН ЛатвССР, Саласпилс) сделал доклад на тему «Создание банка генофонда автохтонных видов арборифлоры». Она насчитывает 102 вида 50 родов.

И. Я. Лиела и А. М. Мауринь (Латвийский государственный университет, Рига) представили «Теоретико-методические разработки кафедры ботаники по оценке и прогнозированию эффекта антропогенного воздействия на лесной биоценоз».

Серию сообщений и тезисов представили сотрудники Института ботаники АН ЛитССР (Вильнюс).

Ю. Ю. Балявичене, Ж. П. Лауздаускайте в докладе «К вопросу охраны редких видов Литовского национального парка «Аукштаития» рассказали, что он расположен на северо-восточной равнине (центр в сел. Игналина) в округе зандров последнего оледенения. Его площадь 30 тыс. га. Разнообразие рельефа и почв определили неоднородность растительного покрова. Характерно обилие озер, занимающих 16% площади, 80% ее под болотами и 67% покрыто лесом. Распространены ельники, березняки, черноольшаники, лишайниковые боры. В прошлом были здесь и дубовые леса, от которых осталась одна небольшая дубрава и отдельные деревья. На озерных туфах встречаются сообщества можжевельника. Очень разнообразен травяной покров парка. В настоящее время в нем зарегистрировано 830 видов сосудистых растений. В «Красную книгу» Литовской ССР занесена лобелия Дортмана, произрастающая в двух местах парка.

Р. Ю. Покальнис охарактеризовал многолетние колебания уровня воды озер и болот как фактор изменений растительного покрова и предмет охраны. В таблице, приложенной к тезисам, даны показатели за период с 1852 по 1959 г.

Т. Блумбаускис осветил антропогенное воздействие на растительный покров заповедника Жувинтес.

З. Д. Вяницкус сделал сообщение «К вопросу внедрения мероприятий по охране лесных сообществ».

Б. П. Кизене и А. И. Тучене рассказали о лесо-лугах как охраняемом объекте растительности в долинах рек.

А. А. Лякавичус рассмотрел вопрос об охране редких видов растений в пригородных зонах, наиболее подверженных антропогенному воздействию. Оживленно обсуждался вопрос о том, надо ли рекламировать эти виды и их местообитание.

В сообщении **Ч. Поцене** (Вильнюсский государственный университет) «Водоросли как компонент луговых и лесных фитоценозов» освещен состав альгофлоры (97 видов и форм) на разных биотопах.

Р. С. Банджюлене (Вильнюсский государственный университет) в докладе рассказала о мероприятиях по охране растительности косы Куршю-Нярия и предложениях по улучшению ее охраны.

Э. А. Репшас (Лит. НИИ лесного хозяйства, Каунас) доложил об охране растительного покрова в рекреационных лесах.

Сообщения **Д. К. Будрюнене** (Лит. НИИ лесного хозяйства) «Охрана дикорастущих лекарственных растений леса в условиях интенсивного хозяйства» и **Э. Шимкунайте** и **Б. Иодогальвите** (Главное аптечное управление, Вильнюс) «Охрана и рациональное использование лекарственных растений» вызвали большой интерес слушателей. Обсуждались вопросы выявления и инвентаризации, рациональной эксплуатации и восстановления запасов лекарственных растений в природе и выращивании их в специализированных хозяйствах. Отмечалось как важное мероприятие организация заготовки лекарственного сырья в Литве.

Е. Шапокене (Вильнюсский педагогический институт) охарактеризовала возможности культивирования и распространения охраняемых растений.

А. С. Станчявичус (Лит. сельскохозяйственная академия, Каунас) осветил пути уменьшения загрязнения окружающей среды при химической борьбе с сорняками.

Р. Будрюне (Каунасский ботанический сад АН ЛитССР) в докладе «Вопросы реконструкции и создания зеленых насаждений в агроландшафтах» отметил, что в современном сельскохозяйственном ландшафте не должно быть неиспользованной земли.

На участках, не пригодных для обработки современными сельскохозяйственными орудиями, должны создаваться долговременные био- или фитоценозы, полезные в каком-то отношении, например посадки плодово-ягодных культур, кормовых трав, лекарственных и других полезных растений на придорожных полосах и вдоль канав, на межах, линиях электропередач и газопроводов, скоплениях камней и др. Докладчик интересно рассказал об эволюции взглядов на придорожные древесные насаждения. Первоначально они должны были защищать дорогу от снега, ветра, солнца и т. п., сейчас же их главной функцией является ограждение окружающей среды от выбросов автотранспорта. В соответствии с этим должны подбираться породы, устойчивые к газам, плотных насаждений и т. д. В соответствии с более сложными задачами при решении многих вопросов теперь требуются взаимные консультации ботаников, землеустроителей, дендрологов, инженеров и других специалистов. Учитывая требования современного сельского хозяйства и промышленности, ботаники должны одновременно заботиться о целесообразном использовании земли, эстетике ландшафта и об охране и восстановлении природных ресурсов.

Вторым разделом конференции-экскурсии явилось знакомство с работами по восстановлению (рекультивации) растительности на нарушенных местообитаниях в районах разработки полезных ископаемых, расположенных вне НП.

В Маарду находится месторождение фосфоритов, а с востока к парку прилегает сланцевый бассейн.

Разработка этих ископаемых велась вначале шахтным способом, а позднее и в настоящее время — открытыми карьерами, что облегчает дальнейшее выравнивание и использование территории. Например, Эстонский НИИ лесного хозяйства и охраны природы ведет облесение разрушенной территории. Его сотрудники И. Ф. Сарв и Э. В. Каар ознакомили участников конференции с результатами этих работ.

И. Ф. Сарв рассказал, что в Маарду фосфориты залегают на глубине 10—15 м от поверхности земли под известняком, глауконитовым песчаником и диктиономовым сланцем. Рекультивация ведется после выравнивания карьеров и отвалов и нанесения на поверхность 20—30 см слоя почвы, предварительно снятой с разрабатываемого участка и складываемой под использование. Иногда почва вносится непосредственно при посадке саженцев под лопату или меч Колесова. Естественное самозарастание происходит слишком медленно, и от него пришлось отказаться.

Систематическое облесение карьеров Маарду началось с 1970 г. В 1971 г. были поставлены успешные опыты с применением удобрений (мочевины, аммиачной селитры, бордатолитовой муки и др.). В качестве посадочного материала используются как сеянцы, так и двухлетние саженцы древесных и кустарниковых пород. Опыты показали лучшую приживаемость саженцев. Наиболее выносливыми оказались тополи (берлинский, сибирский, бальзамический, волосистоплодный); березы (бородавчатая и пушистая); рябина скандинавская, гибриды лиственниц, дуб черешчатый, ольха черная, клен американский, карагана древовидная, арония черноплодная, роза морщинистая, облепиха, пузыреплодник калинолистный, лох узколистный.

Восстанавливаемый район входит в зеленую зону г. Таллина, и поэтому рекультивация должна обеспечить создание разнообразных насаждений паркового типа, предназначенных для отдыха населения. Современные посадки имеют возраст до 15 лет. Многое здесь радует глаз, хотя первичный природный комплекс утрачен безвозвратно. Североэстонская равнина становится холмистой. Но есть здесь и еще одна серьезная нерешенная проблема. В отвалах породы имеется некоторое количество диктиономового сланца (он здесь не имеет промышленного значения и не вырабатывается), который после рекультивации через неопределенное время начинает самовозгораться. Порода и почва нагреваются, и начинается усыхание деревьев, которое мы наблюдали на сосновых насаждениях, и без того страдающих от загрязнения воздуха. Обследование посадок 1970—1974 гг. показало, что самовозгорание сланца чаще всего приурочено к плохо выровненным площадям, крутым склонам и впадинам, а также сильно каменистым участкам с обломками сланца. По мнению И. Ф. Сарва, лучшая техническая обработка карьеров и отвалов и покрытие их более мощным слоем земли смогут решить и эту проблему.

С техногенными ландшафтами сланцевого бассейна нас познакомил Э. В. Каар. За два дня мы посетили лесопосадки на отработанных карьерах Хохтла, Вийвиконна, Сиргала и Октябрьский, а также терриконы сланцеобрабатывающих комбинатов

в Кохтла-Ярве, Кивиыли и огромную выровненную поверхность золоотвалов Прибалтийской ГРЭС.

Пятнадцатилетние наблюдения показали, что естественное зарастание и здесь происходит слишком медленно. После первичной травяной растительности всходы древесных и кустарниковых пород появляются только на 4—5-й год после разравнивания отвалов. Поэтому и здесь принято искусственное облесение.

Выровненная волнистая поверхность отвалов довольно рыхлая, но каменистая, гетерогенная. Мелкозем супесчаный, легко- и среднесуглинистый. Облесение здесь началось с 1960 г. В настоящее время облесено 2340 га, из них 80% площади занято сосной обыкновенной. Ее приживаемость составляет 90—100%, а средний годичный прирост на 9—10-й год жизни — 50—60 см.

Кроме сосны, испытано 37 видов деревьев и кустарников, в том числе лиственницы (сибирская, европейская, Любарского, японская), ель обыкновенная, береза бородавчатая, ольха черная, клен остролистный, тополи, дуб черешчатый, липа. Из кустарников наиболее перспективной оказалась облепиха, которая хорошо растет и плодоносит. Осмотр 13—16-летних культур древесно-кустарниковых насаждений произвел впечатление хорошо развитого леса, через который трудно проходить, так он густо сомкнут. Впоследствии в интересах рекреации предполагается благоустроить рекультивированную территорию, проложив по ней дороги, тропы, лыжные трассы и т. п.

О самовосстановлении травяного покрова на 400 постоянных площадках выровненных сланцевых отвалов рассказала Л. Р. Лаасимер. На открытых участках оно происходит медленнее, чем под пологом леса (лучше — при небольшой его сомкнутости). Вначале под лесными культурами поселяются однолетние злаки, сложноцветные и крестоцветные. Затем им на смену приходят многолетники, формирующие более плотный травостой. Но при сильном затенении многие растения выпадают. Исчезают мхи. Процесс и скорость формирования травяного покрова зависит и от многих других факторов — рельефа, каменистости субстрата и др.

На выровненной поверхности карьера Октябрьский мы познакомились с опытными посевами сельскохозяйственных культур (ржи, ячменя, картофеля) и многолетних трав (костра безостого, овсяницы красной и луговой, люцерны). Посевы названных культур ведутся после покрытия выровненного отвала слоем почвы до 20 см, снятого здесь же до разработки карьера. Вносятся РК удобрения. Опыты идут успешно.

В районе работы Прибалтийской ГРЭС мы поднялись на выровненную поверхность золоотвала высотой около 50 м и площадью 500 м², которая напоминала лунную поверхность. На нее по трубам подавалась зола, транспортируемая водой. Отработанная вода поступала в мертвое «Зеленое озеро». По замкнутому кругу отработанная вода возвращается в ГРЭС. Практическое использование золоотвалов возможно только после окончания выбрасывания золы, поэтому современные работы по рекультивации ведутся на старых отвалах Ахтмеской ГРЭС. Реакция золы сильно щелочная — pH 7.9—9.7, а отработанной воды — 12.5. Из питательных элементов в золе в небольших количествах сохраняются азот и фосфор и много калия и кальция. При рекультивации необходимо вносить азот и фосфор.

Озеленение старых золоотвалов многолетними травами (ежей сборной, овсяницами красной и луговой, тимopheевкой, донником белым и др.) начато в 1971 г.; оно показало, что травы лучше развиваются, если зола покрыта тонким слоем почвы.

Сложнее обстоит дело с терриконами из сланцевой золы и кокса сланцеперерабатывающих комбинатов в Кохтла-Ярве и Кивиыли. В золоотвалы Кохтла-Ярве ежегодно отсыпается 3 000 000 т золы, образующей терриконы до 150 м высоты. Нарощивание терриконов в высоту экономит площадь, но зарастивать их становится значительно труднее, а без растительности под влиянием ветра зола пылит, загрязняя воздух. Вследствие высокой щелочности грунта и недостатка питательных веществ самозарастание происходит лишь через 20—30 лет, когда под влиянием промывания атмосферными осадками реакция усредняется. Первыми поселенцами в нижних частях терриконов из травянистых растений являются мать-и-мачеха, кипрей (иван-чай), вейник наземный, а из древесных пород — ива чернеющая и березы бородавчатая и пушистая.

Опытные посевы многолетних трав, начатые в 1970—1974 гг., показали, что наряду с ежей сборной, овсяницей красной, донником белым перспективным оказался горец сахалинский, дающий ежегодно большой опад и способствующий накоплению

гумуса. Рекомендуются посадки горца сахалинского корневыми черенками, которые быстро формируют мощную корневую систему, закрепляя грунт.

Из деревьев и кустарников на крутых склонах терриконов хорошо растут тополи, березы, ольха гибридная и особенно обильно плодоносящая облепиха. Хвойные породы в этих условиях оказались неустойчивыми из-за сильного загрязнения воздуха вредными газами и пылью.

Сообщения из других районов СССР (Подмосковья, Урала) дополнили и расширили представления о рекультивации и зарастивании отвалов других горных пород, а развернувшийся обмен мнений показал большой интерес ботаников и их возможности в решении многих важных вопросов рекультивации.

Л. В. Моторина и Т. И. Ижевская (Центральная научно-исследовательская лаборатория охраны природы МСХ СССР, Москва) в докладе «Особенности формирования растительного покрова на отвалах открытых разработок в Подмосковном бассейне» отметили, что рекультивация особенно трудна при наличии в отвалах примесей пород, токсичных для растений и животных.

Естественное зарастание травяной растительностью идет здесь исключительно медленно. До 5 лет ее практически нет. К 15—20 годам ею покрывается 50—70% площади отвалов. Фитомасса составляет 5—8 ц/га сухого веса и только в наиболее благоприятных условиях достигает 20—25 ц/га.

Незадерненные отвалы подвержены эрозии и загрязняют окружающую среду.

Активные протекают процессы самозарастания железорудных разработок (на примере Киреевского месторождения). Этому способствуют суглинистые породы, благоприятный водный режим, отсутствие токсичности. Уже в первые пять лет в среднем зарастает 40—50% площади, к 10—15 годам — 60—80%, а в благоприятные годы в нижней части склонов — до 100%. Фитомасса к этому времени составляет от 20—25 до 50 ц/га. В первые годы состав флоры на обоих типах отвалов сходен, но на буроугольных он более разнообразен — до 100 видов (на железорудных — 72). Преобладают сорные и сорно-луговые травы. Позднее на железорудных отвалах развиваются древесно-кустарниковая растительность и луговые травы, преимущественно бобовые. Если эти отвалы можно предоставить самозарастанию, то буроугольные требуют коренных приемов рекультивации. При посеве травосмесей (без ухода) фитомасса достигает 16—32 ц/га (в течение 9 лет). Лучшие результаты достигаются при покрытии поверхности перед посевом органическим веществом (торф, сапропель, почва) и поливе сточными водами. При этом хорошо развиваются бобовые (клевера, донники, люцерны) и многолетние злаки (костры, овсяницы, пырей и др.).

Первой задачей рекультивации является формирование дернины и густого травяного покрова, прекращающих эрозию и дефляцию золоотвалов. Затем можно планировать другие виды зарастивания и использования растительного покрова.

М. В. Пасынкова (Лаборатория промышленной ботаники Уральского государственного университета, Свердловск) в сообщении «Рекультивации золоотвалов как способ реконструкции нарушенного растительного покрова» показала, что угольные золоотвалы электростанций довольно однородны, дисперсны, бесструктурны, с неблагоприятным водным режимом, микробиологически стерильны, лишены органического вещества. Все это препятствует формированию растительного покрова как естественным самозарастанием, так и при создании культурных фитоценозов. В разных природных зонах и условиях первоначально поселяются разные виды растений, диаспоры которых попадают на золоотвалы из окружающей местности. Вначале появляются водоросли и сорные растения — омброфиты. Простейшие меры улучшения экотопы ускоряют процесс формирования растительного покрова. Но наиболее эффективна целенаправленная рекультивация с предварительной подготовкой поверхности золоотвалов и созданием культурных фитоценозов заданного назначения и структуры. Наибольшие успехи рекультивации получаются при покрытии поверхности золоотвалов органическим веществом.

Дополнением к докладам и экскурсиям по техногенным объектам явился показ Р. Будрюнесом красочных слайдов, сделанных на угольных отвалах в Польше.

Нельзя не отметить, что включение естонскими ботаниками в программу конференции докладов по техногенным образованиям и рекультивации и показа их в натуре придало особый колорит всей работе. Помимо традиционных вопросов охраны природы и растительности впервые обсуждались проблемы восстановления полностью уничтоженной растительности, почв и даже рельефа. И они показали, что на месте бесплод-

ных антропогенных пустынь нужно и можно создавать новые культурные ландшафты, полезные для народного хозяйства и отдыха населения.

XIV конференция-экскурсия прибалтийских ботаников успешно закончила свою работу, обогатив ее участников новыми знаниями и впечатлениями, которые помогут им более целенаправленно строить свои дальнейшие исследования. Хочется поблагодарить эстонских коллег за огромный организационный труд, вложенный в осуществление всех мероприятий.

По традиции жезл конференции — огромный ствол можжевельника с руническими надписями — был передан организаторам следующей XV конференции — латвийским ботаникам.

ЛИТЕРАТУРА

А б е л е Г. Т. (1978). Методика для инвентаризации местонахождений редких и охраняемых растений Латвийской ССР. — И с к у с с т в о и быт [Kunst ja Kodu]. (1978), 1. — О х р а н а и восстановление растительного покрова. (1978). Тез. докл. XIV конф.-экс. прибалтийских ботаников по Северной Эстонии. 3—10 июля 1978 г. Тарту. — Р а н н и к у В. (1974). Отдыхающему в Вийтна. — Р е й н в а л ь д Т. (1978). Вийтна (природная тропа). — Р е к у л ь т и в а ц и я земель, нарушенных при добыче полезных ископаемых. (1975). Тез. докл. координац. сов. — Э й л а р т Я. (1978). Лахемааский национальный парк. [С приложением цветной карты объектов и текстом о них].

. Е. П. Матвеева, А. М. Семенова-Тян-Шанская.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 14 VIII 1978.

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 002.704.31 : 006.3 (47+57) 58(208) : (477) (208)

УКРАИНСКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО (УБО, ФИЛИАЛ ВБО) В 1978 ГОДУ

V. S. T K A C H E N K O. THE UKRAINIAN BOTANICAL SOCIETY
(U. B. S., FILIAL OF A.-U. B. S.) DURING 1978

Накануне своего 60-летнего юбилея, отмечаемого в апреле 1979 г., Украинское ботаническое общество (УБО) проделало значительную организационную и научную работу. Все отделения и группы Общества приняли активное участие в подготовке к очередному VI делегатскому съезду ВБО (12—16 IX 1978 г., г. Кишинев).

VI съезд ВБО был значительным событием в деятельности не только ВБО, но и УБО. На съезде УБО было одним из наиболее представительных филиалов ВБО. В работе съезда участвовало 100 делегатов от УБО, в том числе 10 делегатов от членов-коллективов, были также многочисленные гости от УБО. Среди 17 почетных членов ВБО, избранных съездом, есть известные украинские советские ботаники: проф. Ю. Н. Прокудин (Харьков), и проф. М. В. Клоков (Киев).

По инициативе и при активном участии областных отделений и групп УБО состоялись также VII Всесоюзный симпозиум по эмбриологии растений (Киев, март 1978 г.), Всесоюзное рабочее совещание по вопросам использования различных мутантов в селекции сельскохозяйственных культур (Каменец-Подольск, август 1978 г.), республиканское совещание по вопросам эффективности защиты интродуцированных растений (Донецк, июль 1978 г.), Всесоюзное совещание «Структурно-функциональные особенности природных и искусственных биогеоценозов» (Днепропетровск, октябрь 1978 г.), II республиканское совещание «Биогеоценология, антропогенные изменения растительного покрова и их прогнозирование» (с. Андреевка, Новомосковский р-н, Днепропетровская обл., октябрь 1978 г.), межрегиональная конференция молодых ученых «Некоторые аспекты развития и применения промышленной ботаники в Донбассе» (Донецк, март 1978 г.) и студенческая научная конференция, посвященная 80-летию со дня открытия С. Г. Навашиным процесса двойного оплодотворения у растений (Полтава, ноябрь 1978 г.).

Согласно плану работы Киевского отделения УБО (504 члена УБО), в 1978 г. на четырех общих собраниях было заслушано 4 доклада. Доклады были посвящены состоянию физиологической науки в Великобритании (Д. М. Гродзинский), проблемам изучения биологии региональных флор (В. Н. Голубев). На одном из собраний УБО, проведенном совместно с Отделением общей биологии АН УССР и Институтом ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР, состоялось чествование крупного советского лишайника чл.-корр. АН УССР А. Н. Окснера. На общих собраниях рассматривались также некоторые организационные вопросы.

В киевском отделении УБО в 1978 г. работало семь секций.

Секция флоры и растительности (председатель Ю. Р. Шеляг-Сосонко) в 1978 г. понесла тяжелую утрату — умер один из наиболее активных деятелей УБО, докт. биол. наук, проф. М. И. Котов, длительное время возглавлявший секцию.

Всего состоялось 11 заседаний секции, на которых был заслушан 21 доклад. В большинстве докладов дана подробная характеристика флоры и растительности отдельных регионов УССР (М. И. Котов, А. Ф. Бачурина, Д. Я. Афанасьев и др.), освещены некоторые теоретические вопросы систематики высших растений и фитоценологии (М. И. Котов, А. И. Кузьмичев, М. Ф. Бойко и др.).

В секции микологии и фитопатологии (председатель И. А. Дудка) на 7 заседаниях было заслушано 18 докладов. В тематике докладов важное место уделено связям микологической науки с запросами народного хозяйства. Обсуждались итоги исследования

поражения грибами промышленной и сельскохозяйственной продукции и памятников культуры (картин, керамики и др.), а также вопросы, связанные с изучением флоры, экологии и эволюции съедобных грибов и их разведением.

Секция физиологии растений (председатель Л. И. Мусатенко) провела 5 заседаний с обсуждением 6 докладов и сообщений.

В докладах подведены итоги экспериментальным исследованиям и теоретическим разработкам физиолого-генетических особенностей растений (В. П. Лобов, В. Н. Ходос) и освещены современные направления развития физиологии в зарубежных странах (Д. М. Гродзинский, Л. И. Мусатенко).

В секции цитологии, эмбриологии и анатомии растений (председатель В. П. Банникова) на 9 заседаниях обсуждено 12 докладов. Они были посвящены главным образом вопросам эмбриогенеза и гаметогенеза (В. П. Банникова, О. А. Хведынич, О. В. Овсянникова и др.), биохимическим основам некоторых цитозембриологических явлений (С. П. Шпилевая, Е. К. Остапенко, В. Г. Найденов, М. К. Павлова) и митоза (Е. К. Остапенко, В. М. Фомичева).

В секции альгологии (председатель Д. А. Радзимовский) на 7 заседаниях заслушано 8 докладов. В большинстве докладов разбирались вопросы изучения отдельных таксономических групп водорослей, альгофлора отдельных регионов всего Советского Союза, а также альгологические находки (З. И. Асаул, Н. А. Мошкова, В. П. Юнгер и др.). О некоторых вопросах цитологического полиморфизма десмидиевых водорослей и экологии эвгленовых водорослей докладывали Г. М. Мордвинцева, З. И. Асаул и С. А. Блейх.

В секции дендрологии и акклиматизации растений (председатель А. Л. Лыпа) на 5 заседаниях обсуждены доклады, посвященные отдельным вопросам дендрологии (И. Н. Гегельский, Т. А. Решетняк, В. Х. Руденко, Н. А. Кохно) и охраны природы (М. М. Грисюк, В. И. Чопик, С. А. Генсирук и др.).

В секции экологии и охраны растительности (председатель В. К. Мякушко) на 4 заседаниях заслушано 4 доклада. В них рассмотрены итоги экологических исследований в различных регионах УССР, даны обзоры современных представлений о моделировании экологических систем и вопросов экологических аспектов охраны природы.

Всего в Киевском отделении УБО на общих собраниях и секциях было прочитано 79 научных докладов и сообщений, а также информационных сообщений.

Большую научно-организационную и исследовательскую работу в различных областях ботаники провели на местах отделения и группы УБО.

Харьковское отделение (председатель Ю. Н. Прокудин, 134 члена УБО) — одно из крупнейших областных отделений УБО. В 1978 г. было проведено 6 заседаний, на которых обсуждено 7 докладов, различных по тематике. Кроме того, на заседаниях были рассмотрены организационные вопросы и заслушаны информационные сообщения.

В Донецком отделении (председатель Е. Н. Кондратюк, 125 членов УБО) на 10 заседаниях заслушано 18 докладов. Обсуждены вопросы охраны природы в условиях техногенных ландшафтов Донбасса, результаты изучения кормовых и лекарственных растений, редких и эндемичных растений Донбасса, растительного покрова и его динамики, интродукции растений и др. Участники заседаний регулярно информировались о работе различных совещаний, о наиболее интересных путешествиях, об итогах zahraniчных научных командировок и т. п.

Активной была и научно-пропагандистская деятельность Донецкого отделения: прочитано около 400 лекций, было много выступлений по радио, телевидению, на страницах местной печати, члены отделения участвовали в организации лекториев и пр.

Во Львовском отделении (председатель К. А. Малиновский, 111 членов УБО) на 7 заседаниях заслушано 15 докладов и сообщений, большинство из которых посвящено итогам биогеоценологических исследований в Карпатах (К. А. Малиновский, М. А. Голубец, Ю. Н. Чернобай и др.). Многие доклады содержали интересную информацию по различным отраслям ботанической науки (морфогенез растений, ресурсоведение, лесоведение, карпология мхов, систематика, хорология, палеоботаника).

В Днепропетровском отделении (председатель А. Л. Бельгард, 94 члена УБО) на 7 заседаниях заслушано 15 докладов. Тематика большинства докладов свидетельствует о целенаправленной работе членов отделения в области экологии, биогеоценологии и моделирования лесных экосистем (А. Л. Бельгард, А. П. Травлев, О. С. Григоренко и др.). Большое внимание уделено также вопросам газоустойчивости растений

и фитоиндикации загрязнения среды. Часть докладов имела информационный характер. Отделение было инициатором и организатором двух совещаний по биогеоценологии.

В Симферопольском отделении (председатель Т. Д. Водопомянова, 71 член УБО) на 4 заседаниях рассмотрены организационные вопросы и обсуждены доклады. Члены отделения читали лекции для населения, выступали по радио и телевидению, руководили секциями народного университета, организовали две региональные конференции.

В Одесском отделении (председатель И. И. Погребняк, 67 членов УБО) на 9 заседаниях заслушаны доклады, в которых освещались итоги альгологических (И. И. Погребняк, Н. Е. Гусляков), фитоценологических (А. З. Жаренко), экологических (В. И. Коваль), флористических (Л. А. Шапошникова), фитофизиологических (Г. В. Ткаченко, В. Г. Курята) и других исследований. На заседаниях были обсуждены также некоторые научно-организационные вопросы.

Ивано-Франковское отделение (председатель П. А. Трибун, 66 членов УБО) провело 5 заседаний, на которых были рассмотрены организационные вопросы и заслушано несколько сообщений о рациональном ведении лесного хозяйства в Карпатах. Члены отделения внедрили в производство ряд своих научных разработок, провели значительную по объему научно-популяризаторскую работу.

Полтавское отделение (председатель В. Н. Самородов, 54 члена УБО) проводило заседания ежемесячно. Всего было обсуждено 15 докладов, в большей части которых были освещены результаты работ в области эмбриологии растений, карпологии, флористики, охраны природы и др. Отделение было инициатором проведения в Полтаве научно-студенческой конференции, посвященной 80-летию со дня открытия акад. С. Г. Навашиним процесса двойного оплодотворения. Осуществлена значительная по объему научно-пропагандистская работа.

Черновицкое отделение (председатель С. С. Костышин, 53 члена УБО) провело 5 заседаний, на которых было заслушано 11 докладов и сообщений. В докладах разбирались вопросы интродукции древесных растений (Б. К. Термена), селекции культурных растений (С. С. Костышин, И. И. Мойса, А. Г. Должицкая и др.), изучения редких растений Буковины и их охраны (Л. С. Серпокрылова, В. И. Стефаник, Т. И. Солодкова и др.), а также некоторые вопросы фитофизиологии (Б. К. Термена, В. А. Гаврилюк, В. Л. Данищук и др.).

В Лубенском отделении (председатель Д. А. Пакалн, 38 членов УБО) состоялось 6 заседаний, на которых было сделано 7 докладов, посвященных итогам работ по интродукции и охране лекарственных растений, их разведению и агротехнике.

В Ворошиловградском отделении (председатель В. Р. Маслова, 35 членов УБО) состоялось 6 заседаний, на которых были рассмотрены итоги изучения природных условий, флоры и растительности Станично-Луганского филиала Луганского госзаповедника, а также региональные вопросы охраны редких и исчезающих видов. Всего было заслушано 12 докладов и сообщений.

В Ужгородском отделении (председатель В. И. Комендар, 28 членов УБО) на 5 заседаниях заслушано 8 докладов и сообщений. В докладах незначительно преобладала природоохранная тематика (В. И. Комендар, Н. В. Дубанич, И. В. Вайнагий), но в целом она была весьма разнообразной и касалась вопросов фитофизиологии, генетики, защиты растений и некоторых других.

Херсонское отделение (председатель В. А. Сурков, 22 члена УБО) на 2 заседаниях заслушало 8 докладов и сообщений. Обсуждены вопросы морфогенеза растений (В. А. Сурков, Н. В. Павлова, Л. С. Кириллова и др.), которые работы по физиологии и биохимии растений (Н. В. Москов, И. П. Иванцова, О. С. Бычко), гистологии (Е. П. Гуляев), методики преподавания ботаники (Г. А. Петренко) и некоторые другие.

Тростянецкое отделение (председатель М. Г. Курдюк, 14 членов УБО) было организовано в 1978 г. Здесь проведено 3 заседания, на которых были рассмотрены организационные вопросы и заслушаны 4 доклада и сообщения.

В Каменец-Подольской группе (уполномоченный С. И. Ковальчук, 67 членов УБО) на 5 заседаниях обсуждались разнообразные организационные вопросы и заслушаны научные сообщения, касающиеся проблем охраны природы Подолии.

Ялтинская группа (уполномоченная С. К. Кожевникова, 50 членов УБО) в 1978 г. работала активно. На 10 заседаниях было заслушано 8 докладов и решен ряд организационных вопросов. В большей части докладов освещены вопросы изучения местной флоры и растительности, интродукции растений и др. Проведена ботаническая экскур-

сия с делегатами Бельгийского ботанического королевского общества и с ботаниками ФРГ.

В Запорожской группе (уполномоченная Л. Е. Беляева, 21 член УБО) на 7 заседаниях заслушано 7 докладов и сообщений, в которых обсуждены вопросы охраны местных ботанических объектов, эмбриологии и биохимии растений, альгологии и некоторые другие. Было прочитано несколько информационных сообщений о работе совещаний, конференций и съездов.

Севастопольская группа (уполномоченная А. А. Калугина-Гутник, 21 член УБО) организована в 1978 г. Проведено 2 заседания, на которых были решены организационные вопросы и заслушаны информационные сообщения. Члены группы проводят подготовку III Всесоюзной конференции по морской альгологии.

В Тернопольской группе (уполномоченный С. В. Зелинка, 17 членов УБО) на 8 заседаниях заслушано докладов и сообщений. В докладах преобладающей была тематика фитофизиологических и биофизических исследований дикорастущих и культурных растений. В некоторых докладах освещены вопросы ресурсосведения и охраны природы в Приднестровье.

В Уманской группе (уполномоченный С. Н. Гедзь, 16 членов УБО) на 6 заседаниях обсуждено 11 докладов и сообщений. Основным направлением в исследованиях уманских ботаников оставалось изучение воздействия различных химических соединений и ряда факторов внешней среды на сельскохозяйственные культуры. Члены группы регулярно заслушивали информационные сообщения, посвященные наиболее крупным совещаниям, съездам и конгрессам.

В Нежинской группе (уполномоченный И. И. Гордиенко, 11 членов УБО) на 4 заседаниях заслушано 8 докладов, большая часть которых отражает современную тематику кафедры ботаники Нежинского педагогического института. Среди них — вопросы по интродукции древесных растений, по микологии, геоботанике, по влиянию различных факторов на сельскохозяйственные растения.

В Криворожской группе (уполномоченный И. А. Добровольский, 10 членов УБО) состоялось 7 заседаний, на которых обсуждались вопросы охраны природы в условиях техногенной среды (И. А. Добровольский, В. А. Баранова, Н. В. Гаевая и др.). Всего было заслушано 9 докладов. Некоторые доклады были посвящены результатам научных исследований в области агробиогеоценологии.

В Мелитопольской группе (уполномоченный С. П. Черевко, 10 членов УБО) на 5 заседаниях заслушано 7 докладов. Рассмотрены итоги эколого-физиологических и анатомических исследований высших растений (П. А. Комарницкий, В. С. Кравец, С. С. Сизов и др.), а также итоги изучения видового состава низших растений Мелитопольщины (Е. С. Овсянникова, А. В. Яценко) и региональных геоботанических исследований (Г. С. Скрипко).

В Хомутовской группе (уполномоченный Н. П. Шупранов, 8 членов УБО) на 7 заседаниях заслушано 7 докладов, тематика которых связана с изучением природы Донецкого Приазовья (А. П. Генов, Н. П. Шупранов). Хомутовская группа УБО, состоящая главным образом из сотрудников Украинского государственного степного заповедника АН УССР активно пропагандирует вопросы охраны среды, члены ее читают много лекций, проводят экскурсии для посетителей.

В Черкасской группе (уполномоченный И. Г. Дерий, 7 членов УБО) на 10 заседаниях заслушано 9 докладов и рассмотрен ряд организационных вопросов. Преобладали доклады, посвященные итогам радиобиологических, физиологических, биохимических, геоботанических и некоторых других исследований.

В Нижневоротской группе (уполномоченный О. П. Крысь, 5 членов УБО) на 6 заседаниях заслушано 5 докладов. В тематике докладов в основном были подняты вопросы агротехники и агроэкологии сеяных пастбищ (В. С. Ющак, И. В. Костьо, В. В. Галамба), фитоценологии (О. П. Крысь) и селекции (В. А. Грига).

В 1978 г. на базе государственного дендрологического заповедника «Тростянець» АН УССР в Ичнянском р-не Черниговской обл. было организовано Тростянецкое отделение УБО. В Севастополе специалисты по морской альгологии Института биологии южных морей АН УССР также образовали Севастопольскую группу УБО. Рассматривается вопрос о перевождении в ранг отделений Каменец-Подольской и Ялтинской групп УБО.

В 1978 г. в УБО принято 122 новых члена, а по разным причинам из его состава выбыло 75 членов, так что общий рост количества членов УБО за этот промежуток времени составляет 47 человек. На сегодняшний день в УБО состоит 1731 человек, в том числе в центральной Киевской организации насчитывается 504 человека. Более двух третей общего количества членов УБО (1227 членов) входят в состав 15 областных отделений и 15 групп УБО в городах и поселках УССР. В составе УБО имеется также 10 членов-коллективов.

Текущей работой общества руководил Президиум Совета УБО, собиравшийся три раза в год. Президиум рассматривал различные организационные и финансовые вопросы.

Заседание Совета УБО (пленум УБО) состоялось 24 февраля 1978 г. в Киеве. На пленуме был заслушан отчет о научной и научно-организационной работе, а также отчет ревизионной комиссии УБО. В принятой резолюции были намечены основные задачи на 1978 г.

Издательская деятельность УБО заключалась в сборе материалов для очередного сборника работ членов УБО и в техническом оформлении справочного пособия УБО, сданного в 1978 г. в печать (издательство «Наукова думка», 10 печ. л.). В Полтавском отделении УБО вышел в свет сборник «Генетико-физиологическая природа опыления» (Киев, «Наукова думка», 1978 г., 10,5 печ. л.) и сдан в печать сборник материалов научной конференции, посвященной 80-летию со дня открытия С. Г. Навашиним процесса двойного оплодотворения. Деятельность УБО освещалась в таких информационных материалах: «Украинское ботаническое общество (УБО, филиал УБО) в 1977 г.» (Ботанический журнал, 1978, 63, 12, с. 1813—1816), «Українське ботанічне товариство в 1977 році» (Український ботанічний журнал, 1978 г., 35, 4, с. 435—439) и сданы в печать материалы о работе VI делегатского съезда ВБО (Український ботанічний журнал).

УБО осуществляло финансовую и организационную поддержку отделениям и группам УБО при проведении совещаний, ботанических экскурсий и в издании сборников. В порядке поддержания контактов с зарубежными учеными по приглашению УБО в октябре 1978 г. на Украину приезжал ученый из Лихтенштейна Е. А. Фальц-Фейн. Он посетил степной заповедник «Аскания Нова», некоторые районы Херсонской обл., ботанические учреждения Киева и выступил с докладом на заседании бюро Отделения общей биологии АН СССР и АН УССР.

Члены УБО провели большую работу по распространению среди населения общеприкладных, биологических и экологических знаний (прочитано более 5 тыс. лекций, некоторые из них сопровождалась ботаническими экскурсиями в степные заповедники и музеи), опубликованы 752 научно-популярных статьи в газетах и журналах, а также брошюры, листовки, буклеты, плакаты и т. п., проведено 119 выступлений по радио и телевидению. В некоторых отделениях и в центральной Киевской организации члены УБО систематически выступали в традиционных рубриках радио- и телепрограмм: постоянно идут занятия в народных университетах «Природа» (в Донецке, Киеве, Харькове, Симферополе, Одессе, Запорожье и в других городах).

Особый размах приобрела пропаганда научных идей охраны природы и прикладных знаний ботанической науки в связи с решениями июльского пленума ЦК КПСС «О дальнейшем развитии сельского хозяйства СССР» и ноябрьского пленума ЦК КПСС (1978 г.). В Киевском, Одесском, Донецком и Черновицком отделениях члены УБО в местной печати ведут постоянные рубрики на естественнонаучные темы. Во многих областных центрах члены УБО проводят работу в биологических секциях юннатов, ботанических секциях Малой Академии наук, организуют школы юных ботаников, олимпиады школьников по биологии, тематические выставки цветов и т. п. Члены Лубенского отделения УБО принимали участие в Выставках достижений народного хозяйства СССР. Члены УБО организовывали и проводили многие областные и районные семинары и совещания преподавателей вузов, техникумов и школ, озеленителей промышленных предприятий, рабочих спецуправлений горнодобывающей промышленности по вопросам охраны природы и рационального использования природных ресурсов. Они проводят консультации по различным вопросам биологии, озеленения, рекультивации, охраны ботанических объектов, рационального использования естественных угодий, а также оказывают практическую помощь в озеленении населенных пунктов и территорий промышленных предприятий.

Обобщая изложенное, можно отметить, что украинские ботаники в третьем году десятой пятилетки совместно с ботаниками всего Советского Союза внесли свой сильный вклад в дело развития ботанической науки и укрепления ее связей с производством.

В. С. Ткаченко.

Институт ботаники
им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев.

Получено 12 II 1979.

October, 1979

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U. S. S. R.

CONTENTS

	Page
V. I. Parfenov. The modern anthropogenic dynamics of the Pripjat Polesie flora and vegetation	1377
E. S. Teryokhin. The embryology of <i>Orobanchaceae</i> . III. <i>Mannagettaea hummelii</i> H. Smith	1390
A. V. Galanin. Ecotopological structure of the flora of Kurkure range (Eastern Altai)	1401
L. V. Sozinov. Peculiarities of spatial distribution of big trees (emergents) in tropical rain forest on the Bio island (Solomon Islands)	1414
SURVEYS OF ARTICLES	1425
Yu. P. Kozhevnikov. News about Beringia (review in connection with the publication of the book «Cenozoic Beringia»). (1425).	
NEW TAXA	1440
V. V. Boczantzeva. The new genus <i>Galitzkya</i> V. Boczantzeva (<i>Cruciferae</i>). (1440).	
REPORTS	1443
I. I. Makarova, A. E. Katenin. Ecological and phytocoenological characteristics of lichens at the lower reaches of Amguema river. (1443). — I. I. Andreeva. On the biology of <i>Haemanthus katharinae</i> Bak. (<i>Amaryllidaceae</i>). (1452). — Z. I. Vetrova. On the flora of <i>Euglenophyta</i> in rivers of Trans-Carpathian region. (1462). — S. K. Kozhevnikova, L. V. Makhaeva. Types of contamination of cultivated plants in Crimea. (1468). — I. A. Popova. On the variability of photosynthetic unit value. (1474). — L. P. Larina. The growth of roots of <i>Vicia faba</i> L. (<i>Fabaceae</i>) seedlings after decapitation at the different levels. (1478). — N. A. Krasnov. Materials to the analysis of Volga-Kama reservation flora. (1481). — K. K. Gabbasov, L. G. Naumova. Experience of quantitative analysis of floristic composition on families level in steppes and dry meadows Bashkirian Preural and the Ural. (1486).	
HISTORY OF SCIENCE	1490
<u>A. I. Barbarich</u> , I. I. Pogrebnyak. The Novorossiysk (Odessa) society of naturalists and its role in the development of botany (towards 110th anniversary of organization day, 1869—1979). (1490).	
REVIEWS	1497
G. S. Rosenberg. (A review). Bibliographical analysis of monographic literature on geobotany. (1497). — A. E. Vasilyev. A. I. Shiryayev. Submicroscopic and macromolecular organization of chloroplasts. 1978. (1503). — B. M. Mirkin. T. A. Rabotnov. Phytocoenology. 1978. (1504). — I. S. Safarov. (A review). The Red Book of the U. S. S. R. and protection of nature. 1978. (1507). — K. P. Popov. N. I. Rubtsov. Plant world of Crimea. 1978. (1511).	
CHRONICLE	1513
E. P. Matveyeva, A. M. Semenova-Tyan-Shanskaya. XIV conference-excursion of botanists of Soviet Pribaltic in Lahemaa national park and technogenous zone of Northern Estonia. (1513).	
IN THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY	1522
V. S. Tkachenko. The Ukrainian Botanical society (U. B. S., filial of A.-U. B. S.) during 1978. (1522).	

В. И. Парфенов. Современная антропогенная динамика флоры и растительности Припятского Полесья	1377
Э. С. Терехин. Эмбриология <i>Orobanchaceae</i> . III. <i>Mannagettaea hummelii</i> H. Smith	1390
А. В. Галанин. Экотопологическая структура флоры хребта Куркуре (Восточный Алтай)	1401
Л. В. Созинов. Особенности распределения крупных деревьев (эмерджентов) в тропических дождевых лесах острова Био (Соломоновы острова)	1414
ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ	1425
Ю. П. Кожевников. Новое о Берингии. (Обзор, написанный в связи с выходом книги «Берингия в кайнозой»). (1425).	
НОВЫЕ ТАКСОНЫ	1440
В. В. Бочанцева. Новый род <i>Galitzkya</i> V. Boczantzeva (<i>Cruciferae</i>). (1440)	
СООБЩЕНИЯ	1443
И. И. Макарова, А. Е. Катенин. Эколого-ценотическая характеристика лишайников нижнего течения р. Амгуэмы. (1443). — И. И. Андреева. К биологии <i>Haemanthus katharinae</i> Bak. (<i>Amaryllidaceae</i>). (1452). — З. И. Ветрова. К флоре эвгленовых водорослей рек Закарпатской области. (1462). — С. К. Кожевникова, Л. В. Махаева. Типы засоренности сельскохозяйственных культур Крыма. (1468). — И. А. Попова. О вариабельности величин фотосинтетической единицы. (1474). — Л. П. Ларина. Рост корней проростков <i>Vicia faba</i> L. (<i>Fabaceae</i>) после декапитации на разных уровнях. (1478). — Н. А. Краснов. Материалы к анализу флоры Волжско-Камского заповедника. (1481). — К. К. Габбасов, Л. Г. Наумова. Опыт количественного анализа флористической композиции степей и суходольных лугов Башкирского Предуралья и Урала на уровне семейств. (1486).	
ИСТОРИЯ НАУКИ	1490
[А. И. Барбарич], И. И. Погребняк. Новороссийское (Одесское) общество естествоиспытателей и его роль в развитии ботаники (к 110-летию со дня организации, 1869—1979). (1490).	
КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ	1497
Г. С. Розенберг. (Рецензия). Библиографический анализ монографической литературы по геоботанике. (1497). — А. Е. Васильев, А. И. Ширяев. Субмикроскопическая и макромолекулярная организация хлоропластов. 1978. (1503). — Б. М. Миркин, Т. А. Работнов. Фитоценология. 1978. (1504). — И. С. Сафаров. (Рецензия). Красная книга СССР и охрана природы. 1978. (1507). — К. П. Попов, Н. И. Рубцов. Растительный мир Крыма. 1978. (1511).	
ХРОНИКА	1513
Е. П. Матвеева, А. М. Семенова-Тян-Шанская. XIV конференция-экскурсия ботаников советской Прибалтики в Лаксмааском национальном парке и техногенной зоне северной Эстонии. (1513).	
ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ	1522
В. С. Ткаченко. Украинское ботаническое общество (УБО, филиал ВБО) в 1978 г. (1522).	

1 р. 50 к.

**Индекс
70056**